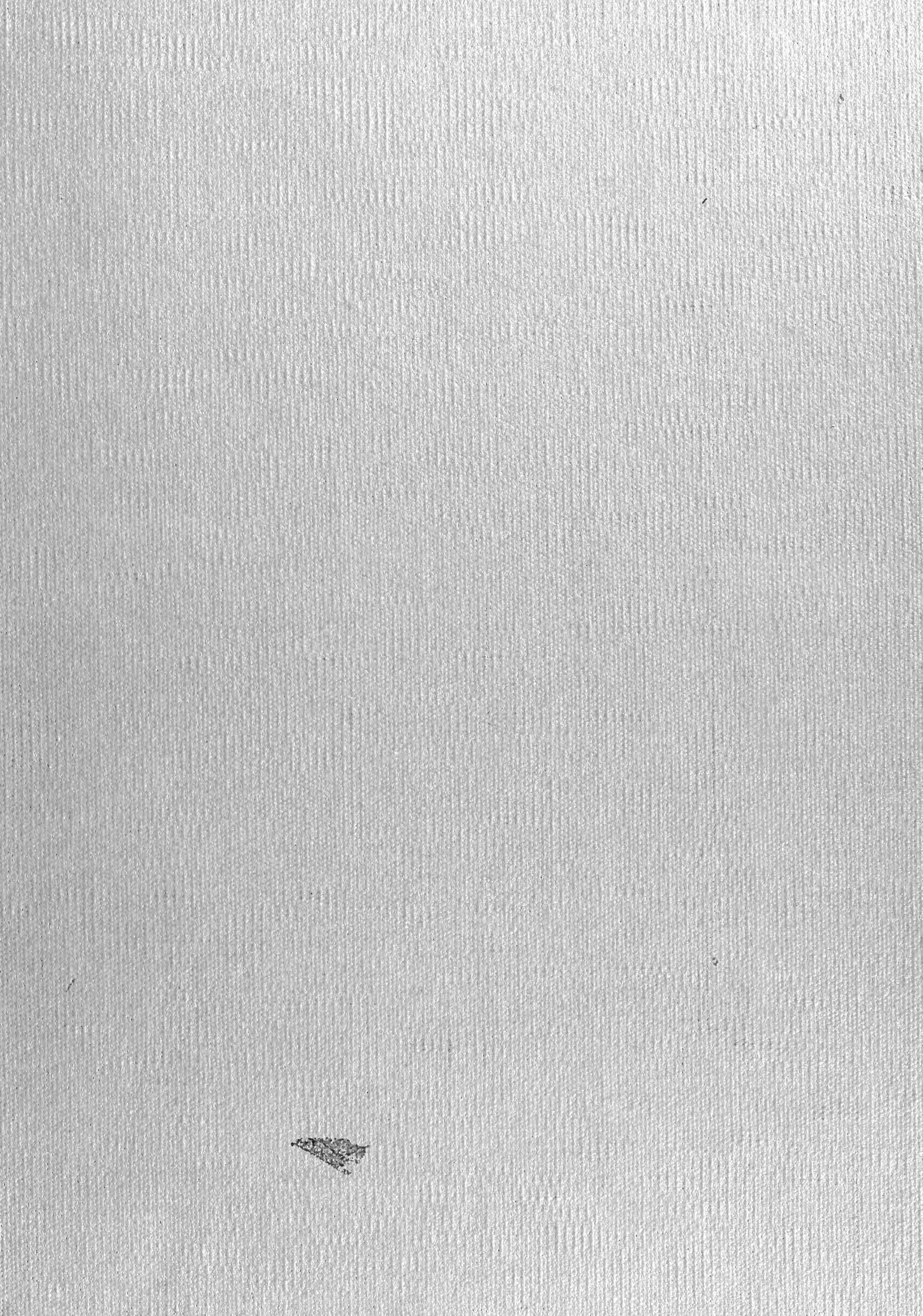




FAUNA UND FLORA

DES GOLFES VON NEAPEL

UND DER ANGRENZENDEN

MEERES-ABSCHNITTE

HERAUSGEGEBEN VON DER

ZOOLOGISCHEN STATION

ZU NEAPEL

35. MONOGRAPHIE:

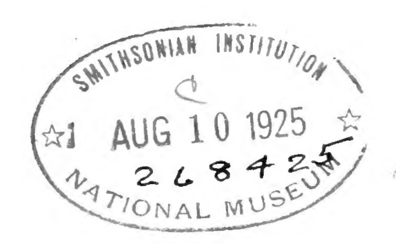
DIE CEPHALOPODEN

VON

DR. ADOLF NAEF

1. TEIL. 1. LIEFERUNG

MIT 62 TEXTFIGUREN UND 56 TAFELN



BERLIN
VERLAG VON R. FRIEDLÄNDER & SOHN
1921

DIE CEPHALOPODEN

VON

DR. ADOLF NAEF

PRIVATDOZENTEN FÜR ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

Allgemeiner Plan des Werkes:

I. Teil: Systematische Morphologie der äußeren Organisation.

1. Band: Postembryonale Formen (Systematik).

2. Band: Embryonale Formen (Entwicklungsgeschichte).

II. Teil: Systematische Morphologie der inneren Organisation. („Vergleichende Anatomie“ und „Organogenese.“)

III. Teil: Systematische Behandlung der Lebensbedingungen und Lebensweise.

IV. Teil: Spezielle Darstellung von Octopus vulgaris (Eledone moschata) und Sepia officinalis.

Ausführlicher Plan des I. Bandes:

Systematik. (Systematische Morphologie der äußeren Organisation und des Mantelsitus, mit Berücksichtigung der Schale und ihrer Beziehung zum Weichkörper, sowie der Kiefer und Radulae als systematisch verwertbarer Hartteile und mit Beschränkung auf die postembryonalen Zustände.) Mit 470 Figuren im Text und 19 Tafeln.

EINLEITUNG

1. ALLGEMEINE GESICHTSPUNKTE

Will man eine Arbeit von Grund aus verstehen, so muß man nicht nur in Betracht ziehen, was damit geleistet ist, sondern auch, was dabei gewollt war. Darüber möchte ich mich darum hier kurz aussprechen:

Seit meinen Studienjahren ist die Deszendenztheorie ein Brennpunkt meines wissenschaftlichen Interesses, und ich hatte lange vor Übernahme dieses Werkes Pläne gemacht, nach denen ich an der kritischen Begründung und Ausgestaltung dieser Lehre arbeiten wollte. — Was ich seither gemacht und zum kleinen Teil veröffentlicht habe, ist vorwiegend unter diesem Gesichtspunkt geschehen. Auch die Bearbeitung der Cephalopoden ist letzten Endes nicht in spezieller Anteilnahme am Gegenstand, sondern aus deszendenztheoretischen, allgemein biologischen Fragestellungen heraus unternommen worden. Es handelt sich um einen Versuch, durch breitangelegte systematisch-morphologische Studien neue Grundlagen für die Beurteilung und den Ausbau der Abstammungslehre zu gewinnen. — Dabei ging ich aus von der noch stark traditionell und gefühlsmäßig bedingten Ansicht, daß es möglich sei, mit den Mitteln der vergleichenden Morphologie direkt den Weg festzustellen, den die historische Entwicklung der lebenden Arten gegangen sein muß. Diese Feststellung hoffte ich weiterhin durch paläontologische Studien kontrollieren und endlich daraus Einsicht in die treibenden Faktoren und Gesetzmäßigkeiten der Stammesentwicklung gewinnen zu können. Dies war meine primäre Einstellung, die sich im Verlauf der Arbeit teils verändert, teils abgeklärt hat. — Aufgaben solcher Art haben seit sechs Jahrzehnten die wissenschaftliche Literatur beschäftigt, doch sind schon die speziellen Einsichten, die dabei gewonnen wurden, meist höchst mangelhaft, wie jeder Phylogenetiker zugestehen wird, und wie Forscher anderer Richtungen oft genug mit dem Gefühl der Überlegenheit hervorgehoben haben. Sogar die Stammesgeschichte der Wirbeltiere ist sicher noch höchst ungenügend bekannt, trotz der ungeheueren Ausdehnung der Forschungen auf diesem Gebiet. Unter den Wirbellosen aber kenne ich überhaupt keine größere Gruppe, deren Stammesentwicklung als einigermaßen klargelegt gelten kann. Demgemäß stehen aber auch die Schlußfolgerungen, die man aus der mangelhaften Kenntnis des Entwicklungsverlaufes gezogen hat, fast durchweg in der Luft.

Während die unten (p. 5) formulierte Grundanschauung der Abstammungslehre aus einer Hypothese zu einer auf der ganzen Linie bewährten Theorie geworden ist, gegen deren wissenschaftliche Giltigkeit stichhaltige Einwände nicht beigebracht worden sind, ist das »wie?« und »warum?« der Artabänderung bis heute Problem geblieben.

Es schien mir aber möglich und nötig, auf neuen oder alten Wegen zu dem gesteckten Ziele zu gelangen und zunächst zu versuchen, ob man es durch planmäßige Arbeit nicht erreichen könnte, wenigstens einen Ausschnitt der Stammesgeschichte bis zu dem Grade zu rekonstruieren, daß er als wissenschaftlich festgelegt gelten dürfte. — Der Tatbestand der organischen Formenmannigfaltigkeit ist ja so ungeheuer ausgedehnt, daß eine Spezialisierung unumgänglich ist, wenn wirklich gründliche Kenntnis verlangt wird. Und zwar besteht für eine solche zweierlei Möglichkeit: Entweder strebt man, sich (»extensiv«) auf das ganze Gebiet zu verbreiten und zahlreiche kleine Ausschnitte zu bearbeiten, oder aber man wählt einen größeren Ausschnitt heraus, der möglichst vielversprechend erscheint, um denselben, unter vorsichtiger Wahrung der Zusammenhänge, zu erweitern, soweit die Voraussetzungen und Mittel es erlauben. Mir schien dieser (»intensive«) Weg der fruchtbarere zu sein, und es handelte sich also nur noch um die Wahl eines geeigneten Gegenstandes.

An diesen glaubte ich folgende Bedingungen stellen zu müssen:

1. Die auf Stammesgeschichte hin zu untersuchende Gruppe muß eine gewisse Mannigfaltigkeit der Gestaltung zeigen, die einen möglichst vielseitigen Vergleich ergibt.

2. Sie muß durchaus entwicklungsgeschichtlich angreifbar sein, und zwar in einer größeren Zahl von auf die verschiedenen Untergruppen verteilten Arten.

3. Es müssen paläontologische Dokumente ihres früheren Bestandes in möglichster Reichhaltigkeit und Vollständigkeit zugänglich oder erreichbar sein.

4. Da es sich darum handelt, durchaus zuverlässige Sachgrundlagen zu erhalten, die nur durch eigene Anschauung gewonnen werden können, soll die Gruppe nicht zu artenreich sein.

Die Cephalopoden erfüllen alle diese Bedingungen in so glücklicher Weise, wie kaum eine andere Gruppe.*)

Was mir vorschwebte, war also nicht etwa eine Diskussion der Verwandtschaften in großen Linien, in dem Sinne der den meisten morphologischen Abhandlungen beigefügten »phylogenetischen Schlußbetrachtungen«, deren Reichweite und »Kühnheit« oft umgekehrt proportional zu dem verarbeiteten Tatsachenmaterial ist. Vielmehr trachtete ich zunächst dahin, eine bis ins Einzelste gehende Vorstellung von dem ganzen Bestande der vorliegenden Formen, ihrer Entwicklung und ihrer Lebensbedingungen zu gewinnen, und hoffte, die Untersuchung schließlich soweit treiben zu können, daß sich eine einzige, lebendige und wirklich denknotwendige Anschauung von ihrem Werdegang ergäbe. Diese sollte dann weiterhin Grundlage für allgemeine Überlegungen werden.

*) Außer ihnen kämen nur noch Gastropoden oder Lamellibranchier, vielleicht auch noch Krebse in Betracht. Mit den Schnecken hatte ich seinerzeit einen Versuch gemacht (NAEF 1911), sie aber dann zurückgestellt. Jedenfalls sind als Stamm die Mollusken am geeignetsten, vermöge ihrer ausgiebigen Paläontologie und sonstigen Zugänglichkeit.

Meine Erwartungen wurden denn auch in der Tat nicht ganz getäuscht. Ich glaube in der Lage zu sein, aus den zahllosen Einzeltatsachen, die ich festzustellen imstande war, ein Bild des *Entwicklungsganges der Klasse* rekonstruieren zu können, das in sich völlig abgerundet, wenn auch nicht lückenlos ist, nirgends auf den Widerspruch der Tatsachen stößt, die sich demselben vielmehr auf die denkbar *einfachste* Weise einfügen, sodaß jedenfalls die Bearbeitung der vielfältigen Einzeltatsachen zu einer befriedigenden Synthese geführt hat. — Was die nicht zu verkennenden *Lücken* der so gewonnenen Kenntnis anbetrifft, so werde ich bestrebt sein, dieselben genauer zu bezeichnen, zu umgrenzen und ihrer Tragweite nach gebührend zu bemessen.

Erst im Verlaufe der Arbeiten hat sich mir noch eine andere Aufgabe gestellt, die freilich aus der ersten herausgewachsen ist. Es zeigte sich immer mehr, wie schwer es ist, auf dem Gebiete der vergleichenden Formenlehre und Stammesgeschichte zu sicheren Resultaten zu gelangen, eine Schwierigkeit, die zum einen Teil wohl in der Natur der Tatsachen, zum anderen aber in dem *Mangel einer eigentlichen Methodik* dieser Wissenschaft liegt. Die *Prinzipien* und *Voraussetzungen* der phylogenetischen Morphologie haben tatsächlich niemals eine kritische Untersuchung und Darstellung erfahren, wenngleich solche in verschwommener Form längst eine halbbewußte Existenz geführt haben. In dem, was man bei berufenen Forschern »*morphologischen Instinkt*« und »*Takt*« genannt hat, steckt zwar mehr gute Methode, als man zunächst darin klar erkennt; aber in den »kühnen« Phantasien anderer stellen sich dafür unverkennbar die Folgen des Umstandes dar, daß diese Methode eine unausgesprochene, halb oder ganz unbewußte ist. Außerdem aber ist es sicher, daß auch die besten morphologischen Arbeiten durch Anwendung wohlbegründeter, *methodischer Prinzipien* noch sehr an Tiefe gewonnen hätten.

Es war mir nun bald klar, daß methodologische Einsichten am besten durch *Verbindung* dahinzielender Überlegungen *mit ernster Sachforschung* gewonnen werden konnten, und ich war weiterhin bestrebt, durch die intensive Behandlung des hier vorliegenden, wie mir scheint glücklich gewählten Gegenstandes eine Quelle methodologischer Erkenntnisse für das Gebiet der phylogenetischen Morphologie überhaupt zu erschließen. Die Resultate, zu denen ich dabei gelangt bin, und die für das tiefere Verständnis der weiteren speziellen Darlegungen maßgebend sind, habe ich vorläufig in zwei bereits erschienenen Abhandlungen (NAEF 1917 und 1919, G. Fischer, Jena) niedergelegt, denke jedoch noch ausführlicher und gründlicher auf diesen Gegenstand zurückzukommen. (Man vergleiche zunächst auch das folgende Kapitel dieses Bandes, p. 5.)

Wenn ich versuchen soll, die mir vorschwebende wissenschaftliche *Aufgabe* in kurzen Worten zum Ausdruck zu bringen, so mag es etwa in der folgenden Formel geschehen: *Ich wollte einen komplexen, aber in sich geschlossenen Tatbestand organischer Formbildung durch eigenen Augenschein in denkbarer Vollständigkeit kennen lernen, mit der Absicht, denselben unter möglichster Zuschärfung der methodischen Grundsätze systematisch zu bearbeiten.* Es sollte so der natürliche, historisch aufgefaßte innere Zusammenhang der Formenmannigfaltigkeit aufs Peinlichste ermittelt werden, und ich versprach mir von solcher Arbeit Einblicke in das Wesen der Stammesgeschichte überhaupt.

Die Lösung dieser Aufgabe glaubte ich mit einer monographischen Behandlung der Neapeler Cephalopoden in glücklicher Weise verbinden zu können. Wie weit dies gelungen ist, soll am Schluß des Bandes untersucht werden.

Schon an dieser Stelle möchte ich bemerken, daß für die folgenden Teile besondere Aufgaben gelten, die sowohl methodologisch als sachwissenschaftlich über das oben gesagte hinausgehen. Insbesondere wurde eine methodologische Fundierung der Ökologie ins Auge gefaßt. Letzten Endes ist eine Gesamtrevision des biologischen Theoretisierens an Hand des speziellen Tatsachenmaterials beabsichtigt, wenngleich unter den gegebenen Umständen keine Hoffnung besteht, daß eine solche wirklich geleistet werden kann.

2. ZUR METHODIK DER SYSTEMATISCHEN MORPHOLOGIE

Da ich mich über meine Gedanken zur Methodik der systematischen Morphologie schon mehrfach geäußert habe, und die ursprünglich für diese Stelle bestimmte ausführliche Abhandlung bereits gedruckt vorliegt,*) so könnte ein Hinweis auf dieselbe hier genügen. Es sind aber die dort ausgesprochenen methodologischen Anschauungen so sehr im engsten Zusammenhang mit dem vorliegenden Werk ausgebildet worden und zu dessen Verständnis und Würdigung so wesentlich, daß wenigstens eine knappe Darlegung derselben in der Einleitung organisch notwendig scheint, wenn anders ein innerlich geschlossenes Ganzes geboten werden soll.

Dabei will ich mich nicht darauf beschränken, ein Autoreferat der genannten Schrift zu geben, auf deren vollständigere Darlegungen des öfteren verwiesen werden muß, sondern das dort Gesagte hier in manchen wesentlichen Punkten ergänzen, besonders, wenn es sich darum handelt, Gesichtspunkte zu vertiefen, die ihre spezielle Anwendung in den folgenden sachlichen Teilen finden.

a. ALLGEMEINE ORIENTIERUNG

Die Abstammungslehre, an deren Ausbau wir uns beteiligen wollen (p. 1), ist herausgeboren aus dem Studium derjenigen eigentümlichen Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen organischen Wesen, die wir im »natürlichen System« derselben niedergelegt und ausgedrückt finden. Eine spezifisch geartete Systematik ist jedenfalls als historische Voraussetzung des Deszendenzgedankens neuerer Prägung zu betrachten. Jede logisch-sachliche Begründung desselben hat an das System der Organismen als an etwas Gegebenes anzuknüpfen.

Da nun aber Systematik nichts in der Natur unmittelbar Vorhandenes ist, kann sie auch nicht ohne weiteres Beweise für die Abstammungslehre liefern. Vielmehr stellt die bloße Möglichkeit eines Systems, wie das als »natürlich« angesehene, uns vor allem ein Problem, und die Abstammungslehre ist zunächst ein Versuch, dieses Problem im Verein mit anderen zu lösen. Dies geschieht durch die Hypothese, es seien im Verlauf der Erdgeschichte erbliche Veränderungen der Organismen fortgesetzt kumuliert und dadurch aus einer oder wenigen vorauszusetzenden Urarten die heutigen erzeugt worden.

*) Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena (G. Fischer) 1919.

Auf Grund dieses längst zur Theorie erhärteten Satzes konnte eine Reihe von Fragen beantwortet werden, die ich wie folgt formuliere:

1. Wie ist ein natürliches System, wie das uns in Umrissen geläufige, das heißt, eine stammbaummäßig abgestufte Formenmannigfaltigkeit (p. 12) möglich? — Das ist die Hauptfrage, an welche die anderen anknüpfen. Nämlich:

2. Wie ist es möglich, daß die ontogenetischen Stufen (p. 20) mit den systematischen (p. 13) übereinstimmen? (Parallelismus der Stadienreihe der individuellen Entwicklung mit der »Tierreihe« einer spezifischen Konstruktion der natürlichen Systematik, p. 21.)

3. Wie ist es möglich, daß die geographischen Verbreitungsgebiete von der »systematischen Verwandtschaft« abhängig sind?

4. Wie ist es möglich, daß die systematische Stufenfolge im allgemeinen mit der Reihenfolge des paläontologischen Auftretens (sofern die letztere ermittelt werden kann) übereinstimmt?

Die Idee des natürlichen Systems ist den denkenden Naturbetrachtern allmählig durch die Macht der Tatsachen aufgedrängt worden. Man fing zuerst an zu ahnen und erkannte späterhin immer deutlicher, daß in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen eine Ordnung bestand, die man nicht hineinzulegen, sondern herauszulesen hatte. Ein in ihrem eigensten Wesen begründeter Zusammenhang schien die vielgestaltigen Arten von Lebewesen zu verbinden. Die Natur dieses Zusammenhanges blieb zunächst völlig dunkel.

Man identifiziert heute durchweg die natürliche Systematik mit der phylogenetischen, doch geschieht dies durchaus mit Unrecht. Nicht nur geht die erstere der letzteren historisch lange voraus und hat bereits in der vor-Darwin'schen Zeit ihre klassischen Vertreter gefunden, sondern sie hat auch die Voraussetzungen für die Begründung der Abstammungslehre, nämlich obige Fragestellungen, erst hervorgebracht. Außerdem aber ist bisher nie gezeigt worden, wie man nach der phylogenetischen Verwandtschaft der Arten direkt forschen und ein stammgeschichtliches (genealogisches) System ohne die Voraussetzung der idealistischen Betrachtungsweise der älteren Morphologen und ihrer Resultate begründen könnte. Darum ist es auch heute noch wichtig zu zeigen, was die natürliche Systematik vor aller Phylogenetik war und ohne diese sein könnte.

Die Abstammungslehre antwortet ja auf obige Hauptfrage einfach: Das natürliche System ist durch die Annahme erklärbar, daß die vorliegenden Arten sich aus den für jede Gruppe gemeinsamen Stammarten durch fortgesetzte Abänderung und Artspaltung stammbaummäßig entwickelt haben. Die Frage, wie wir zu dem natürlichen System eigentlich gekommen sind, wird dadurch überhaupt nicht berührt und wurde auch weiterhin von Stammbaumtheoretikern nicht in näheren Betracht gezogen. HAECKEL zum Beispiel übersetzte einfach die von der älteren Systematik geförderten Resultate in eine neue Sprache, ohne sie selber sachlich zu begründen (vergleiche unten f) oder die etwa bereits gegebene Begründung zu untersuchen.

Die Phylogenetik hat denn auch jahrzehntelang aller tragfähigen methodologischen Fundamente entbehrt. Sie wuchs auf dem morschen Stamm einer verblassenden Tradition, dessen Wurzeln in der idealistischen Morphologie und Systematik vor-Darwin'scher Zeit liegen. Man sprach von systema-

tischem »Takt« und morphologischem »Instinkt«, und diese Ausdrücke hatten auch einen Inhalt; derselbe war jedoch mehr gefühlt als verstanden und durchaus nicht zureichend, den Rahmen einer wissenschaftlichen Disziplin zu bilden, der vielmehr durch klare Begriffe und formulierbare Prinzipien geliefert werden muß.

Phylogenetik und natürliche Systematik haben es mit den gleichen Tatbeständen zu tun, und wenn auch ihre Grundvorstellungen verschieden sind, so ist doch die Art der Verknüpfung von Tatbeständen bei beiden Disziplinen eine so ähnliche, daß man berechtigt ist, dieselben unter einem Begriff zusammenzufassen. Für diesen habe ich den Ausdruck »Systematische Morphologie« (NAEF 1913) vorgeschlagen und angewandt, welcher einige Aussicht hat, sich einzubürgern, da er eine innerlich einheitliche Disziplin mit bekannten Worten von unmittelbar verständlichem allgemeinem Sinn bezeichnet. Es soll nämlich damit gesagt werden, daß zwischen natürlicher Systematik und (vergleichender) Morphologie ein innerer Zusammenhang besteht, der beider Wesen betrifft.

Daß unser System ein durchaus morphologisches ist, wird niemand bestreiten. Daß andererseits die Morphologie es durchaus und vor allem auf die logische Ordnung (das heißt »Systematik«) von Erscheinungen, durch den Nachweis begrifflicher Beziehungen (Homonomien, Homologien) zwischen denselben, abgesehen hat, wird auch dem reinen Praktiker nicht entgehen. Jedenfalls wird er zugeben, daß die Aufstellung eines natürlichen Systems eine Hauptaufgabe der »vergleichenden« Morphologie, und auf alle Fälle ein Produkt derselben ist. Es können daher die beiden in der Praxis als selbständig behandelten Disziplinen durchaus nicht, und zwar weder methodologisch noch sachlich, voneinander getrennt werden. Wir wollen nun zuerst zu zeigen versuchen, welcher Art die systematische Morphologie oder morphologische Systematik war, welche zur wissenschaftlichen Begründung der Deszendenztheorie durch Darwin und seine Nachfolger die Grundlagen lieferte. Weiterhin soll sodann in Betracht gezogen werden, was sich bei Annahme der neuen Lehre als prinzipielle Neuorientierung für die ganze Disziplin ergeben hat.

b. DIE IDEALISTISCHE MORPHOLOGIE UND DER BEGRIFF DES TYPUS

Die vor-Darwin'sche systematische Morphologie ist im allgemeinen, soweit sie nämlich über bloße Formbeschreibung hinausragte, als idealistische zu bezeichnen. Denn die Zusammenhänge zwischen den vorliegenden Gestaltungserscheinungen, nach denen sie mit warmem Interesse forschte, waren ideeller Natur und konnten ohne weiteres nicht als reale Beziehungen erfaßt und ausgedrückt werden. Zu ihrer Behandlung lieferte die umgebende Natur wohl das Material, allein die Form (Methode) derselben war unverkennbar an das denkende Subjekt gebunden, und zwar in einem viel spezielleren Sinne, als dies bei aller menschlichen Erkenntnis überhaupt der Fall ist.

Grund- und Eckstein der idealistischen Morphologie war die Idee des »Typus«, wie sie uns zuerst bei GOETHE, der ja auch den Begriff der »Morphologie« geprägt hat, in klarer Form entgegentritt. Schon bei ihm nimmt sie ihre Stelle in der Methode der ganzen Disziplin fast vollbewußt in Anspruch. Leider ist weiterhin der Geltungsbereich und die logische Natur der Idee nie von Grund aus untersucht

worden. Ihre Bedeutung schien den idealistischen Morphologen so klar zu sein, daß eine solche Untersuchung nicht vermißt wurde, was in der Folgezeit aber zu wachsenden Unklarheiten führen mußte.

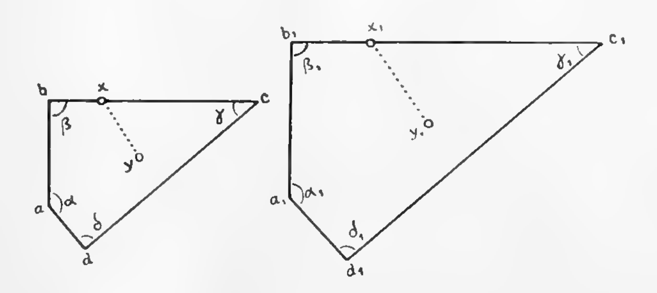
Da wir nun auch von der idealistischen Morphologie keinen deutlichen und ausführlichen Bescheid über ihre Grundbegriffe und Prinzipien bekommen können, sind wir darauf angewiesen, aus der Wirksamkeit dieser Wissenschaft Schlüsse auf die sie bestimmenden Leitgedanken zu machen, diese Gedanken aus der Art der Formulierung spezieller Feststellungen herauszulesen, um uns sozusagen in den Geist einer toten Sprache wieder einzuleben. Mit welchem Glück der Autor dies getan hat, mögen andere beurteilen. — Im folgenden soll übrigens nicht angestrebt werden, von dem so Gewonnenen ein getreues Abbild zu geben, unsere Absicht ist vielmehr, in den Bereich dieser Gedankenwelt Grundsätzlichkeit und Ordnung zu bringen. Weiterhin soll versucht werden, die vorhandenen Prinzipien soweit auszubauen, daß sie den Ansprüchen, welche die Lösung unserer besonderen Aufgaben stellt, wirklich genügen können. Dabei kommen wir zur Aufstellung eines Systems von Begriffen und Grundsätzen, welches wir als die Lehre von den typischen Ähnlichkeiten bezeichnen.

Die Idee des Typus ist aus der vergleichenden Betrachtung von Tatsächlichkeiten entsprungen, bei der sich eine sehr eigentümliche, für organische Wesen in hohem Maße charakteristische Ähnlichkeit der Gestaltung ergab. Diese besteht nicht etwa in der Übereinstimmung von Teilen oder Eigenschaften schlechthin, sondern in der von Ganzen, die sich in der Gesamtheit ihrer Teile und deren Zuordnung zueinander äußert. Insofern als sich die Ganzen zu anderen in regelmäßige Beziehungen setzen, zeigen im allgemeinen auch diese eine wesensverwandte Ähnlichkeit, welche wir im allgemeinen als »typische« bezeichnen wollen. Typische Ähnlichkeit besteht zwischen komplexen Ganzen, die sich aus ähnlichen Teilen in übereinstimmender Zuordnung zusammensetzen.

Eine solche Beziehung besteht zwischen organischen Arten überhaupt, sie äußert sich in Formen, Tätigkeiten und Anpassungen. Vor allem ist sie aber als »Formverwandtschaft« in der Morphologie systematischer Richtung wichtig. Sie läßt sich hier völlig in Parallele setzen mit der Ähnlichkeit geometrischer Figuren, die sich vor allem darin äußert, daß jedem Teil des einen Gebildes ein solcher des anderen »entspricht«. Wir finden wie dort »homologe« Seiten, Winkel und Punkte. Typische Ähnlichkeit äußert sich, wie die geometrische, in der »Homologie« der Teile. Homolog sind diejenigen Teile verschiedener ähnlicher komplexer Ganzheiten, die zu den anderen Teilen derselben Ganzheiten übereinstimmende Zuordnung*) zeigen. Dies gilt für die typische wie die geometrische Ähnlichkeit, nur daß bei der letzteren die Lagebeziehung (Korrelation) in zahlenmäßiger Proportion leichter genau gefaßt werden kann.

*) Diese Zuordnung kann, wie wir später sehen werden (p. 11), auch das Moment der Sukzession mit umfassen. also eine nicht bloß räumliche, sondern räumlich-zeitliche werden. Damit erschöpft sich aber das Wesen des Begriffes. Dasselbe kann jedenfalls nicht auf die individuelle oder Stammesentwicklung begründet werden. (p. 20.)

Die Analogie der typischen Ähnlichkeit mit der geometrischen geht aber noch weiter: Wenn zwei Dreiecke in zwei Winkeln übereinstimmen, so sind die Ganzen ähnlich,— wenn von zwei Organismen einzelne Teile typisch ähnlich sind, so sind es auch die sie tragenden Ganzen. Diese Erfahrung ist wesentlich für die Deutung der Fossilien und damit für die ganze Paläontologie. Denn die Fossilien sind keine Organismen, sondern im allgemeinen nur Fragmente von solchen und bedürfen der Rekonstruktion, wenn sie voll ausgewertet werden sollen. Dies geschieht nach dem Prinzip der typischen Korrelation, das heißt, auf Grund der allgemeinen Erfahrung, daß typisch ähnliche Teile zu typisch ähnlichen Ganzen gehören. Es muß dann auch hier das natürliche System als Grundlage vorausgesetzt werden, wie wir im speziellen Teil gelegentlich zeigen werden.— Die Probleme, welche sich an die Fügung der Teile zum Ganzen knüpfen, sind damit nur gestreift, eine allgemeinere Betrachtung derselben hat hier keinen Platz.



Textfigur 1.

Zur Analogie der geometrischen Ähnlichkeit und der typischen. Die ganzen Vierecke sind „ähnlich", ihre Teile sind „homolog". (Vergleiche die Seiten (a und a_1), die Winkel (β und β_1), die Punkte, die auf dem Verlauf der Seiten (x und x_1) oder in einer bestimmten Lagebeziehung dazu im Innern (y und y_1) liegen!)

Da wir im Organischen meist Vielheiten typisch ähnlicher Formen vor uns haben, suchen wir für den Vergleich oder die begriffliche (systematische) Vereinigung derselben einen gemeinsamen Maßstab, ein »tertium comparationis« (GOETHE), und zwar hat die sorgfältige Betrachtung der morphologischen Mannigfaltigkeit den Gedanken geweckt, daß es eine Idealform geben müßte, welche dazu eine besondere innere Eignung besäße. Zu dieser Idealform sollten sich die Einzelformen ähnlich verhalten, »wie die Einzelfälle zum Gesetz« (GOETHE), das heißt, sie sollte gewissermaßen als Ausdruck unerkannter objektiver Notwendigkeiten gelten können. Diese Idealform ist der Typus.— Es fragt sich nun, welcher Art die Eignung solcher Idealformen für die Zentralisation des Vergleichs typisch ähnlicher Formen sei oder, mit anderen Worten, in welchem bestimmten Verhältnis die beobachteten Einzelformen zur Idealform stehen.

Wir bedürfen hier einer andern Grundvorstellung der idealistischen Morphologie, nämlich der der »Metamorphose«. Diese betrifft zunächst das Verhältnis der Einzelformen untereinander: Es war schon früh die Beobachtung gemacht worden, daß die typisch ähnlichen Formen sich vielfach reihenweise miteinander verbinden lassen und dann sich zueinander verhalten wie die Stadien eines Vorganges. Eine solche Reihe (Übergangsreihe) zeigte eine merkwürdige Analogie mit der individuellen

Entwicklung*) einzelner Lebewesen, und man bezeichnete deshalb die eigentlich nur in der Vorstellung vollziehbare Umwandlung der Formen, die sich darin kundgab, als »Metamorphose«. Dieser Begriff ließ sich auch auf die Beziehungen typischer Ähnlichkeit überhaupt ausdehnen, zeigt jedenfalls in der deutschen Naturphilosophie einen schwankenden und vielfach sogar mystischen Sinn, was aber hier keine Bedeutung hat. Übergangsreihen (Metamorphosen) zwischen wirklichen Formen lassen sich auch bloß konstruieren und werden vielfach gebraucht, um die typische Ähnlichkeit (Formverwandtschaft) von solchen auffallender, deutlicher erscheinen zu lassen.

Der Begriff solcher Metamorphose läßt sich nun mit der Idee des Typus verbinden, und dieser kann dann definiert werden als diejenige gedachte, aber naturmögliche Form, von der aus sich eine Mehrheit von wirklich vorhandenen, durch die einfachsten Metamorphosen entstanden denken läßt. Statt »entstanden denken« sagen wir auch »ableiten«, »herleiten« oder, bei umgekehrter Richtung, »zurückführen«. Wenn wir alle vom Typus ausgehenden Metamorphosen darstellen, so nennen wir das seine »Abwandlung«. Damit drücken wir ein rein ideelles Verhältnis der Einzelform zur Idealform aus, welch letztere in unserer Vorstellung eine ähnliche Rolle spielt, wie die »Schöpfergedanken Gottes« bei Agassiz oder das »Thema« zu einer Reihe von »Variationen« in der Musik.

Der Typus hat zunächst nichts mit der Vorstellung eines Ahns oder einer Stammform zu tun, er bedeutet nicht die Einführung einer Hypothese, wird überhaupt nicht etwa vermutungsweise in die materielle Natur hineinversetzt. Seine tatsächliche Existenz wird nicht behauptet, sondern er ist lediglich eine methodische Hilfsvorstellung. Trotzdem darf es keine willkürliche, unnatürliche, phantastische Konstruktion sein. Denn daraus läßt sich nichts entstanden denken, wenigstens nicht in der Vorstellung eines Naturforschers, in dem das Wesen des Organismus lebendige Anschauung geworden ist. Deshalb haben wir für den Typus die »Naturmöglichkeit« gefordert.**) Wenn er auch nur etwas Gedachtes ist, so muß er doch als ein in der Natur Sinnvolles, das heißt, in engster Analogie zu den beobachteten Naturwesen, gedacht werden. Er ist kein papiernes Schema ohne Leben und Farbe.

Das vermeidet sich beinahe von selbst, wenn wir vom Ähnlichsten und Nächsten ausgehen, das heißt, wenn wir das Typische innerhalb einer sogenannten Art, Gattung oder Familie zu konstruieren versuchen. Wir werden dann bis in alle Einzelheiten der verglichenen Tatsachen dringen, die Verhaltungsweisen und Anpassungen mit in Betracht ziehen können und ein lebendiges, anschauliches Bild erhalten. Der ideale Typus umfaßt einen vollständigen, naturmöglichen, wenn auch nur vorgestellten Organismus, welcher den Kreis der verglichenen Wesen in hohem Maße charakte-

*) Denn es mußte ja früh beobachtet werden, daß in der individuellen Entwicklung etwas anderes stattfindet, als die Herstellung einer erstrebten Form nach rationalen Gesichtspunkten. Sie zeigt ja schon der weniger eindringlichen Betrachtung eine Verknüpfung von Gestaltungsverhältnissen tief verschiedener Art durch tatsächliche Umwandlung, wobei aber plan- oder stilmäßige Beziehungen zwischen denselben aufgedeckt und durch Übergänge die Gegensätze überbrückt wurden.

**) Wir fordern sie auch für die Übergangsstadien, das heißt für alle Hilfsvorstellungen, die zum Verständnis organischer Gestaltung dienen sollen. (NAEF 1917, p. 21)

risiert und beherrscht. Da der Typus mit den zugehörigen Einzelformen möglichst viele (Einfachheit der Metamorphose ist gefordert!) Merkmale teilt, so kann er mit denselben stets unter einen Begriff gestellt werden, der sich durch eine Definition (Diagnose) ausdrücken läßt. Der Typus aller Schnecken ist eine Schnecke, der aller Wirbeltiere ein Wirbeltier. Innerhalb des Formenkreises aber kommt dem Typus ein Vorrang zu, eine Zentralstellung; denn von ihm aus werden alle Einzelformen abgeleitet und morphologisch verstanden. Wir wollen dies als das morphologische Primat des Typus bezeichnen. Was im Gegensatz zum Typus steht, heißt »atypisch«.

Wenn der Typus der lebenden Natur nahekommen soll, kann er keine stabile Einzelform sein, nichts Einmaliges, Unveränderliches. Denn jeder Organismus hat eine Entwicklung, und so gehört zur typischen Organisation auch der typische Werdegang. Im Bereich der höheren Tiere, die uns weiterhin beschäftigen, ist der Typus daher immer eine Ontogenese und als solche darstellbar durch eine Stadienreihe. Nur in dieser Form vermag er auch den rein praktischen Anforderungen, die an ihn (von der Systematik) zu stellen sind, zu genügen. Alle gründliche Morphologie ist also Entwicklungsgeschichte.

Soweit die natürlichen Teile der Ontogenesen Stadien sind, haben wir auch auf sie den Begriff der Homologie anzuwenden. Wir sprechen also, beim Vergleich, von homologen Stadien, indem wir die zeitliche Korrelation oder Zuordnung räumlich gekennzeichneter Zustände (p. 8) mit in den Begriff der typischen Ähnlichkeit hereinziehen. Homolog sind die in den zeitlichen Ablauf der Formwandlung übereinstimmend eingefügten Zustände typisch ähnlicher Ontogenesen. (Vergleiche aber auch p. 20.)

Die typische Ähnlichkeit bezieht sich aber letzten Endes nicht nur auf die Ontogenesen einzelner Wesen, sondern auf die Formenmannigfaltigkeit ganzer Arten, die ja vielfach erst durch eine Mehrheit typisch verschieden gebildeter Einzelwesen dargestellt ist. (Polymorphismus.) In der Regel haben wir — zum Beispiel bei höheren Tieren — zwei Geschlechter vor uns, die erst zusammen die Art darstellen können. Der Vergleich solcher Arten ergibt auch einen geschlechtlich differenzierten Typus, dessen Darstellung ebenso wie die realer Arten stufenweise geschehen mag, indem zuerst das für alle Individuen Giltige, dann die specifica der beiden Geschlechter festgestellt werden. Damit hat unser Typusbegriff den Allgemeinheitsgrad erreicht, dessen wir für die praktische Anwendung in diesem Werke bedürfen, dessen unmittelbarste Aufgabe ja eben die Systematik der Arten dibranchiater Cephalopoden ist.

c. DIE NATÜRLICHE SYSTEMATIK DER ARTEN

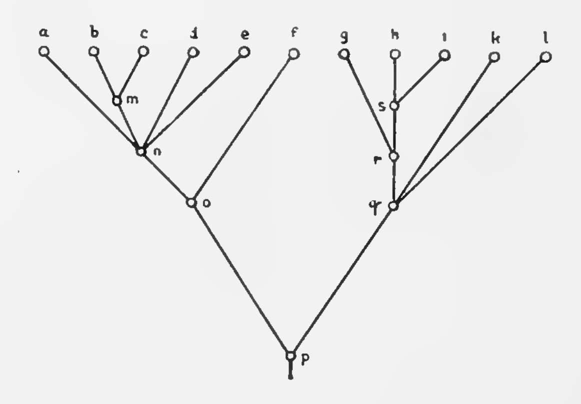
Der Typusbegriff ist nämlich nicht nur die methodische Grundlage der systematischen Morphologie überhaupt, sondern insbesondere die der Artensystematik, welche man gemeiniglich allein unter der Bezeichnung »Systematik« versteht, obgleich dieses Wort einen allgemeinen Sinn haben und die begriffliche Ordnung der Erscheinungen überhaupt bezeichnen kann (p. 7).

An dieser Stelle soll unsere Auffassung vom Wesen des Artbegriffs angedeutet werden, da wir natürlich wissen müssen, welches die Gegenstände unserer systematischen Betrachtung sind. Über das Wesen der Arten ist viel Unklares gesagt und geschrieben worden, obwohl der Kern der Dinge hier sehr

deutlich zu Tage liegt: Arten sind die natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaften unter den bekannten Organismen. Vorfahren und Nachkommen, Blutsverwandte, unter sich fortgesetzt fruchtbare Männchen und Weibchen, gehören zu einer Art. Weiter nichts!

Daß wir die Möglichkeit eines derartigen Verhältnisses von Individuen in der Praxis auf Grund von Analogien aus morphologischen Übereinstimmungen erschließen oder aus gegenteiligen Gründen bestreiten, hat nichts mit dem Begriff selbst zu tun. Es gibt keinen morphologischen Artbegriff! Wenn wir Arten unterscheiden, so heißt das, daß wir sie für getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften halten; wenn wir Gruppen vereinigen, so bestreiten wir solche Trennung, gleichviel, welches die besonderen Gründe unseres Vorgehens seien. Auf die Schwierigkeiten in der Anwendung (beschränkte Fruchtbarkeit zwischen Varietäten und so weiter) können wir hier nicht eingehen.

Die Systematik von Arten gründet sich auf das Studium ihrer typischen Ähnlichkeiten in der Weise, daß wir jede Vielheit von Arten, für die ein gemeinsamer Typus aufstellbar ist, zu einer »Gruppe« oder »systematischen Kategorie« vereinigen. Bei den dahin gerichteten Bestrebungen zeigt sich nämlich, daß die typische Ähnlichkeit oder Formverwandtschaft eine graduell abgestufte ist, indem kleinere Gruppen sich zu größeren, diese zu ganz großen zusammenfassen lassen. Dies geschieht nach demselben Prinzip, wobei dann die besonderen Typen von allgemeineren abgeleitet oder auf sie zurückgeführt werden.



Textfigur 2.
Idealer Stammbaum mit Bezeichnung der angenommenen Typen.

Die Darstellung der abgestuften Formenmannigfaltigkeit einer größeren Gruppe von Lebewesen reduziert sich damit auf die Beziehung zwischen den einzelnen ermittelten Typen. Für diese aber gibt es einen sehr einfachen graphischen Ausdruck, nämlich den durch einen sogenannten Stammbaum. Dieser erweist sich unter allen Umständen als der vollkommenste, indem er die natürlich-systematischen Beziehungen restlos wiedergibt. Sehen wir, was solch ein Stammbaum auszudrücken vermag:

Es soll Textfigur 2 den Stammbaum einer Anzahl von Arten darstellen. Wir ersehen daraus, daß 11 Arten (a—l) vorhanden sind, deren jeder sich wieder eine Anzahl von Spezialfällen anfügen mag. b und c gehören zu dem gemeinsamen Typus m; — a, m, d und e zu n; — n und f zu o; — o und q zu p, als ebensolche Spezialfälle. p ist der Urtypus der ganzen Gruppe. Von ihm aus gelangen wir

zu c über o, n und m, das heißt durch Vermittlung einer Reihe, die im ganzen fünf Typen, p, o, n, m, c enthält. Ich bezeichne eine solche Kombination (p—o—n—m—c) als eine systematische Stufenreihe und halte es für einen der ersten Grundsätze morphologischer Betrachtung, solche Stufen zu respektieren und sie nicht zu überspringen. Es soll zum Beispiel von c zu p keine andere morphologische Beziehung angenommen werden als die durch Vermittlung von m, n und o, und keine andere zu h als durch Vermittlung von p, q, r, s außerdem. Voraussetzung dabei ist, daß die typischen Beziehungen völlig durchgearbeitet, der Stammbaum also ein Endresultat morphologischer Vergleichung sei. Es gibt keine netzförmige Verwandtschaft, wie J. HERMANN seinerzeit (1783) behauptet hatte, und kein Zusammenlaufen von Stufenreihen in einen Typus.

Die systematischen Stufenreihen schreiten von »niederen« Formen zu »höheren», vom Allgemeinen zum Besonderen, zugleich aber von höheren Einheiten des Systems zu niederen fort. Wir wollen daher einfach von voraufgehenden und nachfolgenden Stufen sprechen. Sie bringen im Stammbaum, neben dem Geltungsbereich (Allgemeinheitsgrad) der Typen, und zwar auf diesem sich aufbauend, eine Reihenmäßigkeit zum Ausdruck, innerhalb deren wir auch von Über- und Unterordnung absehen können.

Die systematische Stufenfolge ist dann ein Spezialfall von Übergangsreihe (p. 9) und veranschaulicht eine Metamorphose, die schon für den idealistischen Morphologen (nicht erst für den Phylogenetiker) eine besondere Bedeutung besitzt. (Eine bloße Übergangsreihe kann auch a—b—c—d—e—f—g sein.) Denn in ihr stellen sich die großen morphologischen Zusammenhänge dar, welche eine vorliegende Bildung auf entfernte, allgemeinste Urformen organischer Gestaltung zurückführen lassen. Natürlich steht die Geschlossenheit dieser Übergangsreihen in einer unmittelbaren Abhängigkeit von der vorhandenen und zugänglichen Formenmannigfaltigkeit. Fehlt im Stammbaum der Textfigur 2 die Art g, so ist auch die Stufe r in der Reihe p q r s h nicht zu ermitteln, denn dies geschieht nur auf Grund eines Vergleichs der Typen g und s (p. 10).

Man könnte glauben, daß die organische Formenmannigfaltigkeit auch ohne den Apparat der typischen Beziehungen zu bewältigen wäre und systematisch geordnet werden könnte; ja, bis zu einem gewissen Grade ist dies in der Tat der Fall: Statt der Typen bedient sich der Systematiker vielfach der Diagnosen; das sind bei richtiger Abfassung einfache Definitionen, welche den Begriff, das heißt die gemeinsamen Merkmale einer systematischen Gruppe, zum Ausdruck bringen. Sie enthalten den Oberbegriff (»genus«) und die speziellen Merkmale (»differentiae specificae«) und geben damit jedesmal die sämtlichen, den Gliedern der Gruppe gemeinsamen Merkmale. Denn ein Teil derselben ist im Oberbegriff enthalten, ein anderer bildet die Besonderheiten; weitere Glieder kommen der Diagnose nicht zu.

Die Diagnosen bauen insgesamt ein Begriffsgebäude auf, in dem jede Art ihren Platz findet. Sie schließen sich eng an die Wirklichkeit an, denn die Gemeinsamkeit der Merkmale erscheint als mehr oder weniger unmittelbare Tatsächlichkeit, da die Indentifikation keinen besonderen logischen Apparat braucht. Sie sind so durchaus imstande, abgestufte Formverwandtschaften auszudrücken und ein System der Organismen zu begründen; ja, dieses System stimmt mit dem auf den typischen Beziehun-

gen aufgebauten meist überein. Als das einfachere Mittel wären sie demnach vorzuziehen, wenn sie wirklich imstande wären, die gleiche Aufgabe ebenso vollständig zu lösen. Dies ist aber nicht der Fall.

Vielfach beobachten wir nämlich, wenn wir von niederen Einheiten des Systems zu höheren fortschreiten, eine so rasche Abnahme der gemeinsamen Züge, daß für die höchsten keine mehr übrig bleiben, obgleich die typischen Beziehungen bis zuletzt nachweisbar sind und auch diese höchsten Einheiten als morphologisch begründet erscheinen lassen. So läßt sich keine brauchbare Diagnose für die Weichtiere mehr geben, ebensowenig für gewisse ihrer Untergruppen, zum Beispiel die Gastropoden, weil wirklich gemeinsame Merkmale fehlen (NAEF 1919, p. 23). Die Begründung dieser Abteilungen beruht vielmehr auf der freilich vagen Vorstellung einer Ur- oder Idealform (vergleiche Einleitung p. 4), die sich übrigens bis zu einem gewissen Grade methodisch konstruieren läßt.*)

Andererseits gibt es auch durchaus nicht natürliche, das heißt, zu Unrecht aufgestellte Gruppen, welche durch eine sehr schöne Diagnose zu fassen sind, wie dies in Kapitel 5 für die »Myopsiden« D'ORBIGNYS gezeigt werden soll. Diese besitzen wohl gemeinsame Züge und stehen durch dieselben in deutlichem Gegensatz zu D'ORBIGNYS »Oegopsiden«; aber die diagnostischen Merkmale sind für alle Dekapoden (also die Oegopsiden mit) typisch und daher nicht für deren spezielle Zusammenfassung verwendbar. Außerdem zerfallen die Myopsiden in zwei Gruppen (NAEF 1913, p. 461), von denen die eine (Loliginiden) in speziellen Merkmalen (Gladius) mit den Oegopsiden übereinstimmt und mit diesen zusammen in gemeinsamem Gegensatz zu dem Typus der anderen (Sepia-artige) steht. Die Unterscheidung und Zusammenfassung von Arten auf Grund der Merkmalsgemeinsamkeit erscheint so öfter als unnatürlich, und so sehr sie der leichten Handhabung wegen für die bloße Katalogisierung praktisch vorzuziehen wäre, kann sie doch nicht als letztes Prinzip für die wissenschaftliche Systembildung gelten.

Die Künstlichkeit der diagnostischen Unterscheidungen und Verbindungen zeigt sich auch darin, daß sie völlig von dem Bestande der Artenkenntnis abhängig ist, die zur Zeit ihrer Aufstellung vorliegt. Es gibt keine im Wesen der Sache begründete Gewißheit, daß eine definitive Fassung vorliege. Jede Diagnose kann durch das Bekanntwerden einer neuen Art umgeworfen werden oder aber zu völlig unnatürlichen Unterscheidungen zwingen. Zahnlose Säuger, schuppenlose Fische, schalenlose Schnecken, hornlose Hirsche werden gefunden, und doch zweifelt niemand, daß die Diagnose diesen outsidern angepaßt, also verändert werden muß. Sie werden eben trotz ihrer auffallenden Abweichung gefühlsmäßig nach einem anderen Prinzip als dem der Merkmalsgemeinsamkeit eingereiht, woraus wir erkennen, daß dieses Prinzip stillschweigende Anerkennung gefunden hat, ohne ausgesprochen worden zu sein.

Man kann die augenscheinlichen Unzulänglichkeiten des Systems der Diagnosen nicht dadurch

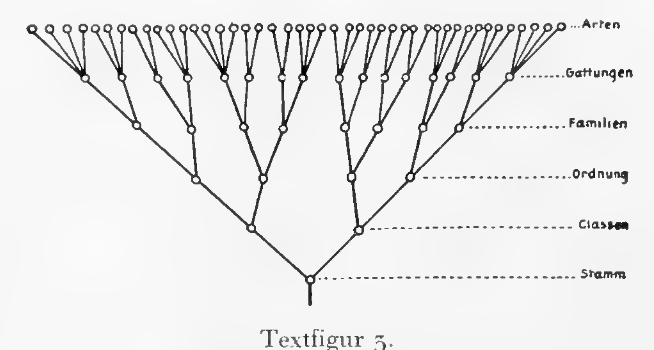
---

*) Für die Gastropoden hat K. HESCHELER (1901) die Auffassung vertreten, daß die Gattung Pleurotomaria alle Anforderungen erfüllt, welche an die Urform zu stellen sind, sodaß damit die systematische Einheitlichkeit als nach unserem Prinzip dargetan gelten kann. Wahrscheinlich umschließt allerdings der Pleurotomaria-Typus die fossilen [paläozoischen] symmetrischen Bellerophontiden nicht mit. (Vergleiche NAEF 1911.)

ausgleichen, daß man einzelne Merkmale als »wesentlich«, andere als »unwesentlich« ansieht. Mit solchen Unterscheidungen, für die kein natürlicher allgemeiner Maßstab geltend gemacht werden kann, läßt sich methodisch nichts anfangen.

Auch in anderer Richtung leistet die Diagnose nicht dasselbe wie der Typus. Dieser liefert nicht nur das Prinzip der systematischen Zusammenfassung eines Formenkreises, sondern bestimmt durch die Zentrierung des morphologischen Vergleiches eine Ordnung, ein Rangverhältnis, regelt also eine Summe von morphologischen Beziehungen innerhalb desselben. (Prinzip der systematischen Präzedenz, p. 19.) Unter der Diagnose dagegen ist alles gleich.

Die Vorstellung des Typus ist, wie schon GOETHE empfand, etwas der Natur Abgelauschtes, Naturmäßiges trotz seines idealistischen Gewandes. Seine methodisch ermittelte Fassung hat etwas Verpflichtendes, sie bedeutet eine Erkenntnis, die nicht durch die erste verblüffende Tatsache wieder umgestoßen wird. Wenn eine neue Art sich dem Idealbild einer Familie nicht fügt, so gehört sie eben nicht in deren Bereich, sondern in einen anderen, eventuell erweiterten Kreis, womit der zuerst aufgestellte nach Inhalt und Umfang nicht angetastet wird.*)



Textfigur 3.
Idealer Stammbaum und seine Übertragung in das übliche System.

Das übliche System, mit seiner Hierarchie von Klassen, Ordnungen, Familien und so weiter, soll die stammbaummäßigen (typischen) Beziehungen ausdrücken. Dies ist wohl allgemeine Ansicht, wobei es nicht wesentlich ist, ob der Stammbaum ein bloß idealer sein oder wirklicher Abstammung entsprechen soll. Die Übersetzung dieser Beziehungen in die gewohnte Form ergibt aber mehrfache Schwierigkeiten, die für uns auch eine praktische Bedeutung haben, wenn wir die ermittelten Zusammenhänge formulieren und systemmäßig festlegen sollen. Wir wollen dies im Folgenden zeigen:

Es sei Textfigur 3 der Stammbaum einer größeren Gruppe von Tieren. Wenn wir ihn in die Sprache des Systems übersetzen wollen, haben wir keinerlei Schwierigkeit: Die gewählten Typen oder angenommenen Stammformen können ohne weiteres, wie angedeutet, als solche von Stamm, Klassen, Ordnungen, Familien, Gattungen und Arten aufgefaßt werden. Die wirklich ermittelten Stammbäume sehen aber meist anders aus:

*) Da die absolute Rangbestimmung von Gruppen nichts Natürliches ist, sondern nur einem praktischen Bedürfnis entgegenkommt, so kann dieselbe freilich geändert werden, wenn neue Arten dies im Sinne der Übersichtlichkeit verlangen. Das bedeutet aber keinen Eingriff in die Geltung des Typus und den Bestand der Gruppen selbst.

1. Die Zahl der Verzweigungsstellen (Typen) ist sehr oft größer, manchmal aber auch kleiner als die, die wir zur systematischen Übersichtlichkeit brauchen oder wünschen. Wir werden ihnen im ersteren Fall gerecht durch die »eingeschobenen« Einheiten, nämlich Untergattungen, Unterfamilien, Unterordnungen und so weiter. Oft kommen wir auch mit diesen nicht zum Ziel, sondern wir müssen noch weitere einschieben, nämlich Reihen, Triben und dergleichen, ohne konsequente Rangordnung. — Ist die Zahl der »Knoten« des Stammbaums zu klein, so werden wir »leere« Einheiten gebrauchen, nämlich Familien mit nur einer Gattung, Gattungen mit einer Art und so weiter. Solche Einheiten genügen natürlich nur dem Bedürfnis nach Symmetrie und Übersichtlichkeit des Systems und begrifflicher Gegenüberstellung, nicht der inneren Notwendigkeit systematischer Zusammenfassung. — Bei überzähligen Knotenpunkten werden wir unter Umständen auch darauf verzichten, alle systematisch zu diagnostizieren, insbesondere dann, wenn es sich um die kleinsten Einheiten, Untergattungen, Unterarten und so weiter — nicht aber Arten (!) — handelt (NAEF 1919, p. 48).

2. Eine viel wesentlichere Schwierigkeit entsteht jedoch, wenn die Typen oder diesen sehr nahestehende Formen wirklich vorliegen und ins System eingeordnet werden sollen. Sie sind dem phylogenetischen Systematiker dann ebenso unbequem als lehrreich; denn sie können in der üblichen Form der systematischen Kategorien als Arten einfach nicht untergebracht werden, jedenfalls nicht ohne einen Kompromiß. Sie müßten ja den anderen Arten sowohl neben- als übergeordnet werden. Eine wirklich geeignete Form des natürlichen Systems müßte aber durchaus einen bestimmten Platz für die vorhandenen Typen (oder Stammformen) haben, der als solcher sich kundgibt. Sie müßte auch das Stufen- oder Folgemäßige der morphologischen Beziehungen ausdrücken. Das kann nur die Form des Stammbaums leisten.

3. Mit dieser Schwierigkeit ist eine andere verwandt, die dadurch gegeben ist, daß zwar die Urformen nicht nachweisbar vorliegen, wohl aber nahe Verwandte derselben, welche sich durch den Besitz typischer Züge aufs Engste an sie anschließen und eben dadurch zu anderen in Gegensatz stellen, die eine gemeinsame (für sie typische) Abweichung zeigen. Wenn dem so ist, wie die folgenden Beispiele illustrieren, so haben wir sozusagen eine Kerngruppe vor uns, von deren Typus auch der besondere einer abweichenden Kategorie abgeleitet werden muß. Es ist nun eine unbewußte Konvention der Systematik, eine solche Kerngruppe als Ganzes der davon abgeleiteten zu koordinieren, wenn letztere durch ihren besonderen Typus eine gewisse innere Geschlossenheit und Gegensätzlichkeit zeigt. Aber es liegt darin ein unverkennbarer Eingriff in das Prinzip, auf dem die Bildung des Systems sonst aufgebaut ist. Mindestens müßten die abgeleiteten Gruppen als solche ausdrücklich bezeichnet werden. — Um ganz konsequent zu sein, aber müßte man die Kerngruppe in so viele Äste auflösen, als der abgeleiteten stammbaummäßig koordiniert werden können. Damit wäre freilich der Übersichtlichkeit nicht immer gedient und würden außerdem im geltenden System sehr tiefgreifende Veränderungen nötig, die tunlichst zu vermeiden sind.

So werden den dibranchiaten Cephalopoden die »Tetrabranchiaten« gegenüber gestellt, die, bei näherer Betrachtung, ihre Kerngruppe bilden und in eine Anzahl von Einzelgruppen zerfallen. Für diese ist, wenn wir von den Endoceras-artigen Formen absehen, eine gemeinsame

Urform anzunehmen, die wir Orthoceras-artig denken müssen. Dieselbe gilt aber auch für die Dibranchiaten als Urform mit, während ein Grund, die verschiedenen Nautiloidea und Ammonoidea nach speziellen, nicht für Cephalopoden überhaupt typischen Übereinstimmungen zusammenzufassen (vergleiche Einleitung 5.), fehlt. Die Dibranchiaten wären also eigentlich den natürlichen, fraglichen Einzelgruppen der Tetrabranchiaten zu koordinieren. —

Vielfach verhält sich die Sache nun so, daß eine ganze Anzahl von koordinierten Gruppen sich eigentlich einer systematischen Stufenreihe zuordnet, da jede für eine andere (»nachfolgende« p. 15) die Kerngruppe darstellt. Dann müßte dieses Verhältnis, wenn es stehen bleiben soll, erst recht besonders ausgedrückt werden, nämlich a) durch entsprechende unmißverständliche Erklärung und b) durch festgelegte Reihenfolge. Als Beispiel könnten die natürlichen Ordnungen der Gastropoden*) dienen (NAEF 1911). Bekannter sind die Verhältnisse der Wirbeltierklassen:

Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel sind nicht als Äste gleicher Ordnung am Stammbaum zu denken. Es stellt sich vielmehr jede Klasse im obigen Sinne als Kerngruppe für die folgende dar. Denn der Typus der Vögel wird von dem der Reptilien, dieser von dem der Amphibien, dieser endlich von dem der Fische hergeleitet. — Aber die Sache geht hier noch weiter. Auch die Hauptgruppen der Fische: Selachier — Dipneusten**) — Ganoiden — Teleostier stehen wohl dem Wesen nach im gleichen Verhältnis zueinander, wenn auch die Beziehungen dieser Gruppen zueinander gewiß noch recht problematisch sind.

Wenn wir diese Verhältnisse an Hand des Stammbaumes auszudrücken streben, ergibt sich folgendes: Dieser zeigt in vielen Fällen durchaus nicht die Doldenform (Textfigur 3), die sich für die unmittelbare Übertragung ins System eignen würde, sondern eine Schachtelhalmform, in der das Stufenmäßige der gestaltlichen Abwandlung der Urform schärfer hervortritt. Insbesondere ist das bei den Gastropoden und Wirbeltieren der Fall, bei welch letzteren die Erscheinung früh Beachtung fand. Sie bedingte wohl das Überleben der alten (BONNET'schen?) Vorstellung von der »Tierreihe«, der also ein durchaus richtiger Gedanke zugrunde liegt. —

Das heute vorherrschende System der Tiere beruht so in manchen Teilen nicht auf einer streng stammbaummäßigen (Textfigur 2) Ordnung der Formenmannigfaltigkeit, sondern auf einer stufenmäßigen (p. 13), ohne daß doch eine bewußte Sonderung der angewandten heterogenen Grundsätze versucht worden wäre. Ein natürliches und zugleich praktisch brauchbares System muß aber die reihenweise Anordnung nach systematischen oder phylogenetischen Stufen mit der durch Aufspaltung der Typen oder Stammformen gegebenen stammbaummäßigen kombinieren. Das haben zwar alle bewährten Systeme getan, ohne sich aber prinzipiell mit der Sache auseinanderzusetzen.

Grundsatz: Als systematische Kategorien gleichen Ranges sollen koordiniert werden: a) die durch divergente Abwandlung eines Typus abgeleiteten Untergruppen oder b) die Gesamtheiten der

---

*) Die Gruppen (Ordnungen) der Gastropoden: Belleromorpha, Zygobranchia, Trochomorpha, Neritacea, Ctenobranchia, Opisthobranchia sind Stufengruppen wie die Klassen der Wirbeltiere.

**) Dazu auch die Crossopterygier!

an eine voraufgehende und nachfolgende Stufe des Stammbaums sich anschließenden Arten, wenn zwischen den beiden Stufen ein scharfer morphologischer Gegensatz besteht.— Im zweiten Falle ist die Reihenfolge wesentlich und muß ausdrücklich festgelegt werden. Wenn eine solche Reihe sich fortsetzt, wird man den betreffenden Gegensatz immer dazu benutzen können, um alle voraufgehenden und nachfolgenden Stufen zusammenzufassen und sich gegenüberzustellen. (Solche Gegenüberstellungen sind: Tetrapterygia — Tetrapoda, Anamnia — Amniota, Diotocardia — Monotocardia.)

Ob wir nun nach Diagnosen oder Typen die Ordnung einer gegebenen Mannigfaltigkeit durchführen wollen, müssen wir dieselben einer vollständigen analytischen Betrachtung unterziehen. Wir werden die Ontogenesen in Stadien zerlegen und an diesen wieder einzelne Merkmale unterscheiden und vergleichen. Mit Nutzen verfolgen wir (bei komplexen Wesen) einzelne in sich geschlossene Teile durch die Stadienreihe hindurch, indem wir sie als Einheiten niederer Ordnung*) betrachten, die eine relative Selbständigkeit besitzen. — Um Diagnosen zu finden, haben wir lediglich das Gemeinsame aufzusuchen, was keinen besonderen logischen Apparat verlangt. Natürlich kommt das innerhalb einer Gruppe Gemeinsame auch dem Typus zu, weiterhin sind aber zu dessen Feststellung auch die ungleichen aber homologen Merkmale einem Vergleich zu unterziehen. Es wird dann eine Unterscheidung, eine Bewertung, ein Abwägen der einzelnen Elemente nötig, wobei erstrebt wird, Typisches und Atypisches zu sondern und, durch Ermittlung des Typischen im Einzelnen, das Gesamtbild des Typus zu gewinnen.

d. DIE BESTIMMUNG DES TYPISCHEN UND DAS MORPHOLOGISCHE PRIMAT

Bei der Scheidung typischer Züge von atypischen dürfen wir uns nicht auf einen »morphologischen Instinkt« verlassen, wie man das vielfach getan hat. Denn erstens wäre dabei niemals eine Übereinkunft in strittigen Fragen zu erzielen und zweitens ist es sehr wohl möglich, die Kriterien für solche Bewertung klar zu formulieren. — Übrigens darf natürlich keine echte Wissenschaft sich in ihren Kernfragen auf das Gefühl stützen, während sie sonst oft eine geradezu geisttötende Objektivität hochhält. Damit soll nicht bestritten sein, daß ein gefühlsmäßiges Erfassen besonders dem Morphologen bei der Arbeit wichtige Dienste leiste. Eine kaum zu verkennende Ideengemeinschaft verbindet seine Disziplin mit der Ästhetik und es wäre sicher eine dankbare Aufgabe, diese Beziehung einmal näher zu betrachten.

Wir haben dem Typus einen Vorrang innerhalb der durch ihn gekennzeichneten »Gruppe« (systematischen Kategorie) zugesprochen und denselben als »morphologisches Primat« bezeichnet.— Es fragt sich nun, ob auch für einzelne Merkmale, sowie Komplexe von solchen, bei beobachteten Formen ein solches Primat gegenüber abweichenden geltend gemacht werden kann, oder ob der Typus einfache Mittelwerte enthalte, was als nächstliegende Auffassung erscheint.— Wenn wir die morphologische Literatur durchgehen, so muß uns eine Reihe wirklicher Tierformen auffallen, die innerhalb

*) „Morphogenesen". Vergleiche NAEF 1917, 1919.

ihrer Gruppen eine seltsam beherrschende Position einnehmen, obgleich sie einen stark exzentrischen Charakter aufweisen. (Pleurotomaria unter Gastropoden, Nautilus unter Cephalopoden, Amphioxus unter Chordaten, Hatteria unter den Echsen und so weiter.) Wir entnehmen daraus, daß ein morphologisches Primat für bestimmte Einzelformen immer wieder geltend gemacht wird, wenn auch ohne diesen Begriff scharf zu fixieren. — Und zwar wird dasselbe nicht für alle Merkmale dieser Formen behauptet, sondern nur für einen wesentlichen Teil derselben. (p. 23, IV.)

Als Kriterien, die ein morphologisches Primat begründen, sind vor allem drei zu erkennen, nämlich die ontogenetische, systematische und paläontologische Präzedenz.

I. Das Primat der systematischen Präzedenz ist logisch zu begründen: Wenn ein Merkmal im ganzen Bereich eines Formenkreises typisch ist, so muß es auch in den einzelnen Untergruppen derselben als typisch angesehen werden, sofern es in denselben auftritt. Nun ist der Typus der Obergruppe stammbaummäßig (p. 15) gekennzeichnet als eine dem Typus der Untergruppe voraufgehende systematische Stufe. Daß die Merkmale der Obergruppe auch in der Untergruppe gegenüber anderen ein morphologisches Primat geltend machen, ergibt sich daraus, daß wir auf dem einfachsten Wege (p. 10) auch vom Obertypus zu allen Einzelformen gelangen sollen. Dann muß aber auch der Untertypus dementsprechend gefaßt werden. Es folgt daher das Prinzip aus dem Wesen der abgestuften typischen Beziehungen überhaupt. Ähnlich wie der Inhalt der umfassenderen Diagnosen in die der Untergruppen (in Form des Oberbegriffes) übergeht, so bestimmt auch der Obertypus den untergeordneten oder die voraufgehende Stufe die nachfolgende mit. Es spricht sich darin der innere Zusammenhang des auf typische Ähnlichkeit aufgebauten Systems der organischen Formen aus.

II. Das Primat der ontogenetischen Präzedenz kann seine Geltung auf die allgemeine Erfahrung begründen, daß der Ähnlichkeitsgrad formverwandter Wesen gegen den Beginn der Entwicklung hin zunimmt. Natürlich kann dies unmittelbar auf den Typus übertragen werden und man darf daher mit JOH. MÜLLER behaupten: »Jugendzustände verschiedener Tiere nähern sich umsomehr dem gemeinsamen Typus, je jünger sie sind.« Diese Fassung verlangt jedoch eine Einschränkung, wenn sie eine strenge Gesetzmäßigkeit ausdrücken soll. Denn anscheinend gibt es zahlreiche Ausnahmen, nämlich überall da, wo Larven- und Embryonalorgane in Frage kommen. (Die Larven der Dipteren zum Beispiel sind äußerlich außerordentlich viel verschiedener als ihre erwachsenen Formen.)

Die Natur dieser Ausnahmen führt uns auf die richtige Spur: Larven- und Embryonalorgane sind fertige Bildungen und nicht etwa Vorstadien von Teilen der erwachsenen Tiere. Auf solche Vorstadien und deren Verhältnis zum späteren Zustand aber bezieht sich die Regel allein. Nicht auf das bloße Vorangehen oder gar das absolute Alter kommt es an, sondern lediglich darauf, daß gewisse Bildungen Vorzustände von später daraus entstehenden sind. Die Formzustände, die im Verlauf der Ontogenese auftreten, stehen dem Typus stets näher, als die aus ihnen selbst weiterhin hervorgehenden.*) Bei dieser Fassung läßt die Gesetzmäßigkeit keinerlei Ausnahmen mehr bestehen;

*) Diese Einschränkung versuchte ich früher 1913, 1917, 1919 durch den Begriff der Morphogenesen zu fassen.

solche sind mir weder aus eigener Erfahrung an einem außerordentlich reichen Material, noch aus der Literatur bekannt. Doch kann hier keine nähere Begründung dieser Feststellung stattfinden. Beispiele finden sich im speziellen Teil vielfach.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Entwicklungsgeschichte zahlreiche diagnostische Merkmale liefert und damit für die Systematik in hohem Maße fruchtbar werden muß.— Von besonderem Interesse ist aber, daß die Entwicklungsvorgänge, die mit übereinstimmenden Vorstadien beginnen, divergente Richtungen einschlagen. Sollen innerhalb dieser letzteren typische Züge von atypischen auf Grund des morphologischen Primats der Vorstadien unterschieden werden, so kann das nicht unmittelbar geschehen; vielmehr sind weitere Hilfsbetrachtungen nötig. Es fragt sich insbesondere, ob aus der Beziehung zum typischen Vorzustand für den nachfolgenden sich eine bestimmte Bewertung ergibt.

Hier muß ein Einwand gegen das bereits Gesagte erledigt werden: Die Annäherung der früheren Zustände homologer Bildungen aneinander ergibt sich nicht aus einem Mangel spezifischer Charaktere, sondern vielfach aus dem Vorhandensein von solchen Formelementen, die zu denen der späteren Zustände in ausgesprochenem Gegensatz stehen. (Zum Beispiel: Typische Jugendstadien von Lungenfischen [Crossopterygier] tragen äußere Kiemen, wie die Larven der Amphibien, denen sie auch sonst gleichen. Weder die einen noch die anderen Formen behalten diese Jugendorgane später bei.)

Es existieren nun Arten, bei denen typische Jugendzustände später im Ganzen, das heißt dem Bestand und der Anordnung der gröberen Teile nach, beibehalten und nur im Einzelnen der Teile ausgestaltet werden. Im Gegensatz dazu stehen andere, bei denen der allgemeine »Plan« völlig abgeändert wird. Dann übertragen wir auch auf die Merkmale der erwachsenen Formen, die durch unmittelbare Ausgestaltung der typischen jugendlichen entstanden sind, das Primat der ontogenetischen Präzedenz, indem wir die sozusagen stilmäßige Übereinstimmung mit einem Jugendcharakter geltend machen*). — Von diesen Fällen sind wohl zu unterscheiden solche, bei denen ein typischer Jugendzustand überhaupt bestehen bleibt (»Neotenie«) (Vergleiche NAEF 1919, p. 31), indem eine weitere Um- und Ausgestaltung gewisser Teile einfach gehemmt wird.

Man hat vielfach die Übereinstimmung zwischen frühen Zuständen (»Anlagen«) gewisser Bildungen zum Nachweis ihrer Homologie benützt und das ist berechtigt. Man kann den Grundsatz aufstellen: Wenn zwei Gebilde im Anlagezustand homolog sind, so müssen sie auch späterhin als homolog angesehen werden. Aber dies bedeutet nicht, daß der Homologiebegriff auf die Entwicklung begründet werden kann, wie dies allgemein geschieht. Das wäre eine petitio principii. Denn wir beziehen uns ja nur auf die Homologie der Anlagen, die unmittelbar nachgewiesen werden kann, um die der späteren Gebilde, die durch kontinuierliche Entwicklung daraus entstanden sind, zu erweisen.

Wir müssen uns an dieser Stelle der alten Lehre von der »Parallele ontogenetischer und systematischer Stufenfolgen«, wie ich mich ausdrücken will, oder der »Parallele zwischen der Ent-

---

*) Man hat ja in der vergleichenden Anatomie mehrfach gewisse Typen als embryonale bezeichnet und auch auf fossile Gruppen diese Bezeichnung angewendet. (Vergleiche BROILI-ZITTEL, 4. Auflage 1915, p. 11.)

wicklungsgeschichte und der Tierreihe«, wie MECKEL und die idealistischen Morphologen diesen Zusammenhang formulierten, erinnern. Denn es bedeutet das eine Erweiterung unseres Prinzips: Nicht nur stehen vorangehende Stadien dem Typus der nächstvoraufgehenden systematischen Gruppe oder Stufe näher als die daraus entstehenden, sondern diese Annäherung vereinigt umso größere Formenkreise, je weiter wir in der ontogenetischen Reihe rückwärts gehen. Dies ist eine Beobachtung, die schon K. E. V. BAER mit aller Klarheit ausgesprochen hat: Er stellt fest, »daß jeder Organismus auf seiner frühesten Stufe die meisten seiner Merkmale mit allen anderen Organismen auf ihrer frühesten Stufe gemein hat; daß er in einem etwas späteren Stadium seiner Struktur derjenigen gleicht, wie sie auf entsprechenden Entwicklungsstufen bei einer weniger umfassenden Klasse von Organismen hervortritt; daß in jedem folgenden Stadium neue Züge hinzukommen, welche den sich ausbildenden Embryo immer mehr von Gruppen von Embryonen unterscheiden, denen er früher glich, — so daß sich also Schritt für Schritt diese Gruppe von Embryonen, denen er jetzt noch gleicht, vermindert, — und daß auf diese Weise die Klasse der ähnlichen Formen schließlich bis auf die Spezies zusammenschrumpft, zu welcher der betreffende Embryo gehört.«

In die hier angewandten Begriffe übersetzt, bedeutet das, daß die morphogenetischen Prozesse mehr oder weniger deutlich die systematischen Stufen durchlaufen, welche zu der Organismenart hinführen, indem die auftretenden Gestaltungen für immer engere Formenkreise charakteristisch oder typisch sind. Daraus ergibt sich eine enorme Bedeutung der Entwicklungsgeschichte für die natürliche Systematik, denn wir fühlen uns berechtigt, aus der allgemeinen Erfahrung die Rückanwendung zu machen und die systematisch angenommenen Zusammenhänge gelegentlich an der individuellen Entwicklung zu prüfen.

Daß die ontogenetischen Vorgänge ein wirkliches Aufsteigen niederer (meist einfacherer) zu höheren (komplexeren) Formen unbestreitbar zeigen und beide damit in natürlichen Zusammenhang bringen, muß aber überhaupt der Annahme einer inneren Geschlossenheit der organischen Formenmannigfaltigkeit und der tatsächlichen Naturmäßigkeit eines (»natürlichen«) Systems (p. 6) mächtigen Vorschub leisten. Die prinzipielle Festigung, welche die systematische Morphologie dadurch erhalten hat, erklärt das tiefe und lebendige Interesse, dem die entwicklungsgeschichtlichen Studien seit ihrem Auftauchen begegneten.

III. Das Primat der paläontologischen Präzedenz ist in Wirklichkeit wohl nicht von der idealistischen Morphologie geltend gemacht, jedenfalls aber nicht mit voller Klarheit ausgesprochen worden. Dies würde ja auch einer historischen Auffassung der organischen Formenmannigfaltigkeit rasch alle Tore geöffnet haben. Doch könnte auch eine rein idealistische Morphologie, hätte sie über die heutige Tatsachenkenntnis auf paläontologischem Gebiet zu verfügen, sich nicht der Erkenntnis verschließen, daß in der erdgeschichtlichen Folge der Formen, soweit sie uns zugänglich ist, ein Voraufgehen von typischen und ein Nachfolgen von atypischen unverkennbar besteht. So gehen die tetrabranchiaten Cephalopoden den Dibranchiaten voraus, die Nautiloidea den Ammonoidea, die Fische den Tetrapoden und so weiter. — Die Tatsache eines derartigen Fortschreitens war freilich auch den idealistischen Morphologen wohlbekannt. —

Es ist eine besonders von HAECKEL*) ins Licht gerückte allgemeine Tatsache, daß die im paläontologischen Auftreten vielfach beobachtete fortgesetzte Stufenmäßigkeit mit der systematischen und ontogenetischen auffallende Übereinstimmung zeigt. (Reihe der Wirbelklassen, p. 17) Freilich zeigen die paläontologischen Reihen im Allgemeinen noch weniger als die systematischen (p. 15) eine natürliche Geschlossenheit und Vollständigkeit der Übergänge und stehen damit im Gegensatz zu den ontogenetischen Stufenfolgen, welche uns die Metamorphose von Formen als wirklichen Prozeß und die verschiedenen Phasen desselben in naturnotwendigem Zusammenhang erkennen läßt. Doch läßt die von Erhaltungsbedingungen abhängige Lückenhaftigkeit der paläontologischen Kenntnis es nicht zu, der bloßen Unvollständigkeit der Reihen prinzipielle Bedeutung zuzuschreiben, und es bilden daher neben den ontogenetischen auch die paläontologischen Tatsachen eine auffallende Bekräftigung der naturmäßigen Berechtigung unserer systematisch-morphologischen Betrachtungsweise, der sie sich anschließen. Durch sie vor allem erscheint das »natürliche System« als eine Formulierung von Tatsächlichkeiten, deren Erklärung gefordert werden muß und, wie wir das eingangs (p. 5) dargelegt haben, auch gegeben werden kann. Auf Grund der Abstammungslehre können nämlich alle drei Erscheinungsreihen einheitlich kausal aufgefaßt und die drei Arten von Präzedenz auf die der Ursache**) gegenüber der Wirkung reduziert werden. Die systematisch-morphologische Betrachtungsweise erscheint dann als eine verkleidete und unbewußt kausale.

Vielleicht schöpft sie letzten Endes (erkenntniskritisch) hieraus ihre tiefere Berechtigung, und man muß sich fragen, ob es nicht richtig wäre, auf den methodologischen Apparat der idealistischen Morphologie mit HAECKEL ganz zu verzichten und einen im Wesen historischen zu schaffen, was die bisherigen Vertreter der »Phylogenetik« versäumten. Ich gestehe, daß dies meine Absicht und ein Ziel meiner Arbeit ist, daß ich aber zunächst nicht imstande bin, in dieser Richtung Abschließendes und den Grundsätzen idealistischer Morphologie praktisch Gleichwertiges zu bieten. Denn Prinzipien für die historische Ordnung der organischen Formenmannigfaltigkeit können nur auf Gesetze der phylogenetischen Entwicklung begründet werden und solche sind zurzeit in abgeklärter Form nicht bekannt.***) Wohl aber fanden wir eine Methodologie der idealistischen Systematik zum Teil vor, zum Teil konnten wir dieselbe durch Ausgestaltung angebahnter Gedankengänge schaffen. Unsere spezielle Aufgabe läßt sich damit in konsequenter Weise bewältigen.

Nach diesen Übergangsbetrachtungen kehren wir zu den Überlegungen über das morphologische Primat zurück: Wir werden dann fragen müssen, ob es möglich sei, die Reihe der Grundsätze, nach dem dasselbe bestimmt werden soll, durch weitere Elemente zu vervollständigen. Dahin gerichtetes Nachdenken hat mich zu der Ansicht geführt, daß gleichwertige nicht mehr aufstellbar sind, daß aber

*) Er sieht in der „dreifachen Parallele der systematischen, embryologischen und paläontologischen Entwicklungsreihe“ . . . . „eine der größten, merkwürdigsten und wichtigsten Erscheinungsreihen der organischen Natur“.

**) „Ur-Sache“ ist die Beschaffenheit der Stammformen, Wirkung die dadurch (zum Teil wenigstens) bedingte der abgeleiteten.

***) An Stelle des morphologischen Primats hätte dann der Begriff der historischen (phylogenetischen) Priorität zu treten, für den ähnliche Kriterien gemacht werden müßten. (NAEF 1919, p. 51.)

unter Voranstellung der drei Hauptgrundsätze und auf ihnen sich aufbauend, Hilfsprinzipien möglich sind und zum Teil unausgesprochen angewendet werden.

IV. Das Primat der typischen Korrelation drückt sich in dem Grundsatze aus: Unter den entsprechenden Zuständen typisch ähnlicher Organismen sind diejenigen bei der Bestimmung des Typischen höher zu bewerten, die zu anderen, bereits als typisch erkannten, in natürlicher Korrelation stehen. (Vergleiche darüber NAEF 1919, p. 30.)

V. Das Primat der vollständigen Entwicklung verlangt: Wenn bei sonst typisch ähnlichen Organismen die einen durch das völlige Fehlen homologer Bildungen oder der Endstadien solcher abweichen, so sind die vollständig entwickelten in diesen Teilen bei der Bestimmung des Typischen höher zu bewerten. (Vergleiche darüber NAEF 1919, p. 31, sowie das Kapitel über die Gattung Sepietta im speziellen Teil, insbesondere die Ausführungen über das Fehlen der Leuchtorgane.)

VI. Das Primat monomorpher Ausbildung homonomer Teile. Vielfach sind Teile eines und desselben Individuums typisch ähnlich (»homonom«), und wir werden konsequenterweise auch für sie einen Typus zu konstruieren suchen. Der tiefere Sinn dieses Unternehmens kann natürlich keinesfalls sein, eine Stammform zu ermitteln, sondern zunächst eben nur eine ideale Grundform. Wohl aber werden wir die an dem Teile durchgeführte Abstraktion auf das Ganze anwenden, zum Beispiel nach der Feststellung, daß die Grundform der Gliedmaßen eines niederen Krebses der Spaltfuß sei, die Vorstellung ins Auge fassen, daß ein solches Krebstier mit lauter typischen Spaltfüßen versehen sein könnte. — Wir werden weiterhin in Betracht ziehen, daß auch der Vergleich der Krebstiere überhaupt zu einer derartigen Idealform als Typus führt und uns darum fragen, ob nicht obiger Überlegung eine allgemeinere Berechtigung zukomme. Uns scheint eine solche Auffassung fruchtbar und im ganzen Geiste der idealistischen Morphologie begründet zu sein. Wir denken uns also immer da, wo eine Bildung am selben Individuum polymorph variiert vorkommt, eine Idealform hinzu, bei der dieselbe monomorph, das heißt gleichmäßig typisch ausgeprägt ist. Diese Idealform hat in vielen Fällen den Wert des allgemeinen Typus eines erweiterten Formenkreises, das heißt einer voraufgehenden systematischen Stufe und wir sind geneigt, dieselbe auch dann, wenn ein solcher Formenkreis nicht bekannt ist, (ausgestorben?) morphologisch voranzustellen. Wir halten also die Konstruktion von Idealformen mit monomorph ausgebildeten Teilen für ein heuristisches Mittel der systematischen Morpologie. Die Herleitung der beobachteten aus solchen Idealformen folgt dem Prinzip der Arbeitsteilung und unsere Betrachtungsweise bedeutet daher eine Art Rückanwendung desselben, in dem sie das morphologische Primat der undifferenzierten Mehrfachbildung über die differenzierte behauptet.

Prinzip: Wenn innerhalb eines Organismus (bzw. bei den Individuen einer Gruppe) homonome Teile eine polymorphe Ausbildung zeigen, so ist dieselbe auf eine monomorphe zurückzuführen, bei der die typische Ausbildung dieser Teile die atypische ersetzt. Innerhalb einer systematischen Kategorie ist für die gleichmäßige Ausbildung homonomer Teile ein morphologisches Primat geltend zu machen. (Beispiele finden sich im speziellen Teil mehrfach.)

VII. Das Primat monomorpher Ausbildung der Individuen einer Art. Nicht nur Individuen verschiedener Arten sind typisch ähnlich und nicht nur Teile eines Individuums, sondern auch Individuen einer und derselben Art. Der Grad solcher Ähnlichkeit kann so groß sein, daß man von morphologischer Identität spricht und nicht zur Konstruktion eines Typus schreitet, den ja jedes Individuum für sich darzustellen scheint. Aber dem ist durchaus nicht immer so. Wir kennen die Erscheinung des Polymorphismus der Artvertreter und in allen Lehrbüchern bemüht man sich, zum Beispiel die typische Ähnlichkeit von Polyp und Meduse darzutun, beziehungsweise die Medusenform auf den Polypentypus zurückzuführen. Damit postuliert man aber eine weiter abliegende Idealform der Art, nämlich einer solchen, bei der die Individuen einerlei Form besitzen, und setzt unbewußt das morphologische Primat eines monomorphen Zustandes voraus. In der Tat wird man stets polymorphe Arten von monomorphen ableiten.

Diese Betrachtungsweise kann man auch auf den Geschlechtsdimorphismus anwenden. Freilich wird festzustellen sein, daß ein Dimorphismus der Geschlechtszellen, wenigstens für alle Metazoen, typisch (allgemein) ist und daß eine monomorphe Ausbildung desselben sehr weit zurück zu verlegen ist, nämlich auf die allgemeinsten Formen zweielterlicher Fortpflanzung überhaupt. Anders ist es mit den sogenannten sekundären Geschlechtsmerkmalen. Hier wird immer ein näherliegender monomorpher Urtyp zu suchen sein, welchen bald schon die Grundform der Gattung oder Familie, bald erst die der Klasse oder des Stammes darstellt. Das Nähere muß der spezielle Vergleich der Formen ergeben. Oft kann es sich auch nur darum handeln, eine besondere dimorphe Einzelheit auf einen monomorphen Typus zurückzuführen, ohne daß für die betreffende Typusart monomorphe Ausbildung überhaupt anzunehmen sein wird. So kann die Hectocotylisation der dekapoden Cephalopoden, die verschiedene Arme ergreift, nicht im allgemeinen für die Urform bestritten werden, wohl aber in ihren speziellen Ausprägungen.

Prinzip: Wenn die Individuen bei einer Art (oder bei den Arten einer Gruppe) verschiedene Ausbildung zeigen, so ist dieser Zustand auf einen monomorphen zurückzuführen, dem innerhalb einer systematischen Kategorie das morphologische Primat zukommt, falls er auftritt.

Beide obigen Prinzipien dürfen nicht damit begründet werden, daß überhaupt die einfacheren Verhältnisse den Ausgangspunkt morphologischer Ableitungen bilden sollen (p. 10). Es können durchaus nicht immer die komplizierten Zustände auf einfachere zurückgeführt werden, wenn unsere Grundanschauungen bestehen bleiben sollen. Vielmehr kann dargetan werden, daß viele hochstehende Organisationstypen im Verlauf einer systematischen Stufenfolge weitgehende Vereinfachungen erleiden, welche sich auch im Gang der individuellen Entwicklung aufs klarste ausprägen (Entwicklung der Ascidienlarven, der Sacculina, der parasitischen Schnecken). Sehr häufig nimmt wenigstens die Metamorphose einzelner Teile einen absteigenden Weg. (Blinde Formen unter Wirbeltieren und Cephalopoden, deren Augen primär wohl stets die typische Differenzierung zeigen.) Irgend ein Prinzip des Fortschreitens darf nicht für die Beurteilung der typischen Ähnlichkeit maßgebend sein. »Niedere« Formen (p. 15) sind nicht immer einfache (p. 21.)

Überhaupt sind alle vier letztgenannten Grundsätze (p. 22—24) den drei Hauptprinzipien (p. 19—21) nachzusetzen und nur insofern gültig, als sie diesen nicht widersprechen. Es gibt z. B. Fälle, wo eine Differenzierung homonomer Bildungen oder ein Polymorphismus der Individuen für eine Gruppe typisch ist, während bestimmte Angehörige derselben die Unterscheidungen vermissen lassen. Es gelangt also sekundär die Metamorphose zu einem Zustand zurück, der als erster Ausgangspunkt ebenfalls angenommen werden muß. (Man denke an die gleichmäßige Segmentierung des Rumpfes bei manchen Insektenlarven, wie sie einerseits für Arthropoden überhaupt vorauszusetzen, andererseits aber für den besonderen Typus der Insekten durchaus abzulehnen ist.)

Wenn unter den entsprechenden Zuständen typisch ähnlicher Organismen keiner ein morphologisches Primat geltend machen kann, so ist der Mittelwert als typisch anzusehen. Dieser Grundsatz hat zwar keine wesentliche Bedeutung für die Feststellung von Typen, doch erlaubt er eine bildhafte Ausgestaltung derselben, indem er die Körperproportionen und andere Zahlenverhältnisse, über die sonst oft nichts ausgemacht werden könnte, bestimmt.

e. ÜBER ATYPISCHE ÄHNLICHKEIT

Systematische Morphologie heißt die Betrachtung der organischen Formenmannigfaltigkeit nach Maßgabe der typischen Ähnlichkeit, nicht etwa Ähnlichkeit überhaupt. Denn es gibt auch atypische Ähnlichkeitsbeziehungen oder »Konvergenzen«, deren Sonderung dem Morphologen von jeher gewisse Schwierigkeiten bereitet hat. Diese Beziehungen sind dadurch gekennzeichnet, daß sich bei der Einordnung der übereinstimmenden Formelemente in die zugehörigen Ganzheiten und, bei Berücksichtigung ihrer Entwicklung, eine mit dem Maß dieser Übereinstimmung in Widerspruch stehende Gegensätzlichkeit der Zuordnung zeigt. Atypische Ähnlichkeiten müssen von der systematischen Morphologie ausgeschieden werden, was in der vergleichenden Anatomie traditionell*) durch Gegenüberstellung der Begriffe von »Homologie« und »Analogie« geschieht. Atypisch sind Ähnlichkeiten, welche die späteren Glieder verschiedener systematischer, ontogenetischer oder paläontologischer Stufenreihen einander nähern und damit den Gegensatz zwischen den voraufgegangenen nicht oder weniger ähnlichen Gliedern derselben Reihen verwischen. (Konvergenz der Reihen statt der typischen Divergenz.)

Atypische Ähnlichkeiten sind zwar häufig, bilden aber kein zusammenhängendes System von Beziehungen, das eine einheitliche prinzipielle Deutung verlangte. Ihrem Vorhandensein verdanken wir nur die irrige Lehre von den »netzförmigen Verwandtschaften«. (Vergl. auch NAEF 1919, p. 54)

f. IDEALISTISCHE MORPHOLOGIE UND PHYLOGENETIK

DARWIN sagte, daß es keine wissenschaftliche Erklärung sei, wenn man den ideellen »Plan« aufzeige, nach dem verwandte Wesen gebaut seien. Und es soll hier nicht bestritten werden, daß die

*) Freilich sehr unvollkommen! Denn die Analogie interessiert direkt den vergleichenden Anatomen überhaupt nicht. Homologe Teile aber sind vielfach auch analog. Man trifft also hier nicht den Kern der Sache.

Abstammungstheorie und die darauf bauende Phylogenetik dem Wesen der Naturwissenschaft in Vielem gemäßer ist, als die Denkweise der idealistischen Morphologie. *Da aber die Abstammungslehre aus dem Studium der ideellen Beziehungen hervorgegangen* und auf der daraus sich ergebenden natürlichen Systematik begründet ist, muß zum Voraus angenommen werden, *daß jede Vertiefung der idealistischen Morphologie auch eine solche der deszendenztheoretischen Anschauungen nach sich ziehen wird.* Übrigens ist bis heute nicht dargetan worden, wie man in der Phylogenetik logisch vorgehen könnte, ohne auf die idealistische Morphologie zurückzugreifen.

Wenn die organische Formenmannigfaltigkeit, oder ein spezieller Ausschnitt derselben, nach den hier skizzierten Gesichtspunkten betrachtet und geordnet wird, wie das im speziellen Teil für die dibranchiaten Cephalopoden geschehen soll, so kommt ein System idealistisch gefaßter Beziehungen zustande, dessen stammbaummäßiger Charakter (p. 12) ohne weiteres eine *phylogenetische Umdeutung* erlaubt. Dies und nichts anderes hat die »Stammesgeschichte« überhaupt getan. Für die Berechtigung ihrer Grundanschauung, daß die systematischen Beziehungen in Wirklichkeit nur der Ausdruck für phylogenetische seien, hat sie eine Reihe von Indizienbeweisen geführt, durch welche diese ursprüngliche Hypothese zur Theorie erhärtet wurde. (p. 5—6)

Dies erlaubte, die *Terminologie* der älteren idealistischen Morphologie durch eine den neuen Grundanschauungen gemäße zu ersetzen, und es wurden so

aus	Formverwandtschaft	Blutsverwandtschaft
„	Metamorphose	Stammesentwicklung
„	Typus	Stammform
„	typischen Zuständen	primäre
„	niederen Tieren	primitive usw. usw.

An dieser Veränderung ist zu tadeln, daß sie ohne prinzipielle Auseinandersetzung mit der idealistischen Morphologie geschah, daß weder die speziellen Resultate der letzteren noch ihre allgemeinen Grundsätze einer kritischen Prüfung unterworfen wurden, wozu doch der Umsturz der Anschauungen allen Anlaß bot. Daher bewegte sich die phylogenetische Morphologie von Anfang an im Trüben, denn die materielle Wirklichkeit, in welche die *subtileren Erwägungen der idealistischen Morphologie* nun ausliefen, verführte dazu, die vorhandenen, wenn auch unzureichend abgeklärten, esoterischen Grundsätze derselben allmählich zu vernachlässigen und zu vergessen. Denn man glaubte es mit Tatsachen zu tun und Gedanken nicht weiter nötig zu haben.

Insbesondere übersah man, daß, um nach vergangenen Dingen speziell forschen und historische Morphologie treiben zu können, ein ganz anderes methodisches Rüstzeug nötig war, als das, welches dazu gedient hatte, ideelle Beziehungen zu erkennen oder eine deszendenztheoretische Grundanschauung überhaupt zu befestigen. Vor allem waren eigentliche *historische Urkunden* nötig und, sofern solche vorlagen, mußten ihr Wesen, Wert und Zuverlässigkeit streng und umsichtig geprüft werden. Das ist bis in die neueste Zeit versäumt worden, so daß das Bedürfnis, hier Wandel zu schaffen, zum wesentlichen Teil den Charakter dieses Werkes bestimmen mußte.

Morphologie als historische Wissenschaft hat es, wie alle Geschichte, damit zu tun, die Be-

dingtheit des Vorhandenen durch Früheres festzustellen. Denn es erscheint bei näherer Betrachtung immer als unmöglich, die Notwendigkeit des So-seins der organischen Dinge, insbesondere ihrer Gestaltungsverhältnisse, unmittelbar, das heißt ohne Beziehung auf weiter abliegende vorausgegangene Zustände einzusehen. Anderseits entspringt aus der Einbeziehung solcher »Vorzustände« in die »Erklärung« gerade hier eine wesentliche Einsicht, die dadurch eine vollständige würde, daß wir auch die Gesetze feststellen könnten, welche die Überführung eines Zustandes in den nachfolgenden beherrschen. Historische Betrachtung verzichtet zunächst (nolens volens) auf die Untersuchung und Feststellung dieser Gesetzlichkeit und beschränkt sich darauf, die Bedingtheit eines Zustandes durch den vorangegangenen im Prinzip anzunehmen und die Reihe der Vorzustände im Zusammenhang zu ermitteln.

Natürlich kann jeder Zustand eines veränderlichen Systems, wie es der Organismus darstellt, nur auf den unmittelbar vorangehenden (und seine energetische Situation) streng bezogen werden, und nur mittelbar kommen auch frühere Verhältnisse für die historische Betrachtungsweise in Frage. Nun wird niemand bestreiten wollen, daß die höheren Organismen eine Geschichte haben, nach welcher sie, vom entwicklungsbereiten Ei ausgehend, eine Reihe von Organisationsstufen zunehmender Komplikation durchlaufen, deren jede die Voraussetzung für die nächstfolgende ist. Wir nennen dies die »Ontogenie« oder individuelle »Entwicklungsgeschichte« und kennen ihren Verlauf in vielen Fällen recht vollständig.

Wir wissen aber mit aller Sicherheit noch von einer anderen Art Geschichte, nämlich von der der entwicklungsbereiten Eizelle selber, welche zu ihrer gegebenen Beschaffenheit geführt hat und somit ebenfalls in den Gang der Erklärung für den Ablauf der Ontogenese und ihrer Resultate hineingehört. — Wir wissen zum Beispiel, daß die Eizelle eine Samenzelle aufgenommen hat, welche in ihrem Inneren eigenartige Veränderungen erlitt, — daß sie früher, noch im Mutterkörper, oder nach Verlassen desselben, die sogenannten Reifungserscheinungen durchmachte, — daß sie, noch früher, durch eine Reihe von Teilungsvorgängen, mit anderen aus einer Ureizelle hervorgegangen ist, welche ihrerseits wieder einem entwicklungsbereiten Ei entstammte. Also auch die Eizelle hat ihre Geschichte, und sie führt zurück durch Zellgenerationen auf eine frühere, ihr wesensgleiche Eizelle. Wir nennen diese Geschichte, die sozusagen im Kreise auf ihren Ausgangspunkt zurückkehrt, das heißt eine zyklische ist, »Keimbahnentwicklung«.

Wir teilen nicht die dem Augenschein folgende Ansicht, daß die Nachkommen Erzeugnisse des Elternkörpers darstellen. Obwohl die Keimzellen nämlich von demselben beherbergt werden, haben sie doch an seinen Lebenstätigkeiten keinen Anteil. Historisch aber geht ihre Entstehung direkt zurück auf frühere Keimzellen. Daran wird prinzipiell nichts geändert, wenn bei Pflanzen oder niederen Tieren gewöhnliche Körperzellen die Rolle von Keimzellen übernehmen (oder beibehalten haben), das heißt, durch Teilung ein neues vielzelliges Individuum hervorbringen. Es hat auch dann nicht der Elternorganismus diese Zelle erzeugt, sondern diese hat seinerzeit mitgeholfen, den Elternorganismus zu erzeugen. Die Zellen bilden die Zellstaaten, nicht die Zellstaaten ihre Zellen.

Dieses Verhältnis wird dadurch nur betont, nicht aber erst geschaffen, daß zwischen Körper-

zellen und Keimzellen bei den höheren Organismen, insbesondere bei Tieren, ein schärferer *Gegensatz* eintritt (Keimplasmatheorie WEISMANNs). Da wir es aber mit der Phylogenetik höherer Tiere zu tun haben, ist dieser Gegensatz gegeben, und wir können darum hier darauf hinweisen, daß auch solche, die sechsmal und öfter die immer wieder abgeschnittenen, viel komplexer organisierten Beine zu regenerieren vermögen, die Keimdrüse nicht zu ersetzen imstande sind, wenn wir dieselbe aus dem Körper entfernen. Die Keimzellen haben also, durch den Organismus hindurch, ihre eigene Entwicklung und kommen nur bei der Fortpflanzung zum Vorschein, wie ein unter der Erde kriechender Wurzelstock, der sich anschickt, einen neuen Trieb zu bilden.

Die *zyklisch-rhythmische Keimbahnentwicklung* der höheren Organismen stimmt nun aber ihrem ganzen Charakter nach mit der Entwicklung überein, welche die lebenden Zellen, insbesondere die niedersten einzelligen Lebewesen, die Protisten, überhaupt durchlaufen, und es wäre leicht, darzutun, daß sie als die Grund- und *Urform aller Entwicklung* im Organischen anzusehen ist, als Vorbedingung jeder Dauerexistenz des Lebens.

Im Gegensatz zu der zyklisch-rhythmischen Keimbahnentwicklung kann man diejenige der höheren Tier- und Pflanzenindividuen, die sich darauf aufbaut, als *terminale* bezeichnen. Denn sie ist endlich, das heißt durch ihre ganze Anlage dazu verurteilt, nach Erreichung eines Zustandes höherer Organisation dem Tode zu verfallen, Geschlecht um Geschlecht. Während der Zeit ihrer Blüte aber sorgt sie dafür, die ununterbrochene Entwicklung der Keimbahn weiter zu leiten und ihre Fortsetzung gegen die schädigenden Faktoren der Außenwelt zu verteidigen.

Der eigentliche Träger der organischen Geschichte, der die Generationen überdauert, die *Kontinuität des Lebens* garantiert, ist also in der Keimbahnentwicklung (oder allgemeiner der Zellentwicklung) verkörpert, aus der die höheren Individuen, wie die Schosse aus einem unterirdischen Wurzelstock, periodisch austreiben, um, nachdem sie ihre Funktion erfüllt haben, wieder abzusterben. Dieses Bild gibt, wie kein anderes, das Verhältnis zwischen der endlosen Keimbahnentwicklung und der ephemeren der vielzelligen Individuen wieder. Es macht uns vor allem klar, daß das *Wesen der Stammesentwicklung*, welche wir als Geschichte der höheren Organismen angenommen haben, nicht, wie es gewöhnlich aufgefaßt wird, in der Aneinanderreihung unzähliger Generationen von Tier- oder Pflanzenindividuen bestehen kann, sondern nur in der *ununterbrochenen Fortdauer der Keimbahnentwicklung*.

Denn eine unterbrochene Geschichte ist überhaupt keine Geschichte, und Phylogenese als wirkliche Geschichte könnte also *nicht ohne weiteres durch eine Ahnenreihe* dargestellt werden, auch nicht, wenn dieselbe richtig, ja sogar direkt beobachtet wäre. Die Glieder einer solchen Ahnenreihe sind ja nicht Stadien eines Vorganges, und der Werdegang, den sie vortäuschen (p. 9—10), ist durchaus nur ein gedachter(!). *Die idealistische Morphologie hatte also doppelt recht, die Beziehungen verwandter Formen zunächst als ideelle aufzufassen, denn sie bleiben das auch für uns!*

Doch kehren wir zu unserem Gleichnis zurück! Während nun im Verlauf kurzer Zeitabschnitte, wie sie uns zur Beobachtung vorliegen, der unterirdische Wurzelstock, mit dem wir die Keimbahn-

entwicklung verglichen haben, immer nur Gleiches erzeugt, verändert er sich, wie die Deszendenzlehre folgern muß, im Verlaufe großer Zeiträume selber. Denn wir sind nach der Abstammungslehre gezwungen anzunehmen, daß die Schosse, die aus dem weiterwachsenden Wurzelstock immer wieder austreiben, im Laufe der Generationen langsam, aber unaufhaltsam ihre Beschaffenheit ändern. Die Individuen, welche heute aus derselben ununterbrochenen Keimbahnentwicklung hervorgehen, sind nicht mehr denen gleich, welche sie einstmals gebildet hat, und später erzeugte werden wohl nicht mehr sein, was die heutigen sind. Wir können uns nun zwar den historischen Gang der Stammesentwicklung vorstellbar machen, indem wir in Gedanken die nacheinander aufgetretenen Formen aneinanderreihen, eine sogenannte Ahnenreihe aufstellen. Doch müssen wir uns dabei vor Augen halten, daß diese Ahnen nicht direkt ineinander übergehen, daß vielmehr jeder einzelne abstirbt, während ein neuer (oft erst nach seinem Tode) zur Ausbildung kommt. Wir treffen damit also nicht den eigentlichen Kern der Geschichte. Trotzdem kann eine wirkliche Ahnenreihe uns die Stammesentwicklung darstellen, wenn wir nämlich jeden einzelnen solchen Ahnen als die Folge des Zustandes auffassen, auf dem die Keimbahnentwicklung in dem Moment seiner Erzeugung angekommen war. Die Ahnenreihe wird dadurch zu einer Art Funktion und Symbol der Stammesgeschichte.

Die organischen Formen, mit denen wir uns beschäftigen, haben also zweierlei Geschichte hinter sich, nämlich die individuelle oder Ontogenese und die des Stammes oder Phylogenese. Unter den gemachten Vorbehalten (!) können wir nun Phylogenese auffassen als die allmähliche Abänderung der Arten im Verlauf von Ahnenreihen.

Man denkt leider, wenn man von Phylogenese spricht, häufig nur an eine Ahnenreihe ausgebildeter Individuen, und dies ist eine weitere künstliche und oft verhängnisvolle Einschränkung des Begriffs. Man dürfte niemals übersehen, daß das ausgebildete Tier- und Pflanzenwesen nicht seinen vollen aktuellen Formbestand darstellt, der vielmehr erst in dem ganzen typischen Werdegang verkörpert ist. Besonders bei den höheren Tieren enthält die embryonale und larvale Entwicklung oft außerordentlich mannigfaltige Zustände, die später schwinden. Wenn wir sie auch aus der phylogenetischen Betrachtung etwa weglassen wollten, würden wir willkürlich und künstlich den Tatsachen, wie sie uns vorliegen, Gewalt antun. Es ist daher nötig, die phylogenetische Entwicklung, das heißt die Ahnenreihe, sich aus einer Reihe aufeinanderfolgender Ontogenesen aufgebaut zu denken, die fortschreitend abgeändert werden.

Diese Vorstellungsweise führt zu einer Revision des sogenannten »biogenetischen Grundgesetzes«. Denn wenn die Ontogenese schon die Wiederholung von Etwas ist, so ist dieses Etwas doch eben nur die Ontogenese der Ahnen, und wenn in der Ontogenese Reminiszenzen früherer Zustände auftreten, so sind diese in anderer Weise aufzufassen, zu erklären und zu formulieren, als dies HAECKEL tat, wenn er einfach einen »direkten Kausalnexus« zwischen Ontogenese und Phylogenese annahm, wodurch die erstere »nichts weiter« als eine »Rekapitulation« der letzteren wäre. (Man vergl. darüber NAEF 1917, 1919.)

Diese Vorstellungen vom Zusammenhang zwischen Keimbahnentwicklung und Individual-

entwicklung hat noch von einem anderen Gesichtspunkt aus Interesse. Durch sie wird nämlich der Gegensatz zwischen Verwandtschaft und Homonomie innerhalb der typischen Ähnlichkeit im Prinzip aufgehoben. Es erscheinen die aufeinanderfolgenden oder nebeneinander lebenden »blutsverwandten« Individuen in ähnlicher Weise als Glieder an *einem Ganzen*, als Äste an einem Stock, wie etwa die homonomen Gliedmaßen eines Krebses. Beide sind durch die *Kontinuität* der an Zellen gebundenen Entwicklung real untereinander verbunden, und die »Metamorphose« oder »Abwandlung« beider scheint nach ähnlichen Prinzipien kausal erfaßbar. Doch kann dieser Gedanke hier nur gestreift werden. Seine volle Auswertung möchte ich an anderer Stelle, im Zusammenhang mit einer allgemeinen Theorie der Formbildung versuchen.

Ebenso bedarf eine andere Grundvorstellung der Phylogenetik noch der näheren Betrachtung, nämlich die der *phylogenetischen Verwandtschaft*. In der Phylogenetik war soviel von Blutsverwandtschaft die Rede, daß man annehmen müßte, das darunter Verstandene stehe außer aller Diskussion. Bei näherem Zusehen zeigt sich aber doch, daß zwischen der Verwandtschaft gezüchteter Individuen, wie sie sich genealogisch ausdrücken läßt, und phylogenetischer Verwandtschaft ein sehr weiter Unterschied ist. Beide zeigen ja zum Beispiel schrittweise eine Abstufung; aber die Abstufungen der Verwandtschaftsgrade einer Familie haben nichts mit denen der Phylogenetik zu tun, die sehr viel einfacher aufgefaßt werden. Vielleicht wird die Anwendung der exakten Vererbungslehre auf die Phylogenie hier einmal Veränderung bringen, und es werden die Verhältnisse der Artenspaltung strenger mit den wirklichen Verwandtschaftsverhältnissen in Beziehung gesetzt werden. Zunächst aber liegt die Sache so, daß phylogenetische Verwandtschaft Stamm- oder *Artenverwandtschaft* ist, wobei die individuelle Verwandtschaft innerhalb jeder Art nur im allgemeinen vorausgesetzt, aber nicht in speziellen Betracht gezogen wird. (Vergl. p. 31)

Die Deszendenztheorie führt ihrem Wesen nach zur *Aufhebung des Artbegriffes* im allgemeinsten Sinn (p. 11—12). Denn wenn die Organismen, die heute als artverschieden dastehen, gemeinsame Vorfahren haben, sind sie eben eigentlich Einer Art. Falls wir aber an eine monophyletische Herkunft der Lebewesen denken (wie ich tue), so gibt es letzten Endes nur *eine einzige* Art von solchen. In einem *gegebenen Moment* oder innerhalb einer Periode beschränkter Dauer gibt es aber immer eine bestimmte Anzahl von Fortpflanzungsgemeinschaften oder Arten, wenn wir nur die zu *dieser Zeit* bestehenden Möglichkeiten in Betracht ziehen. In diesem Sinne werden wir denn auch den Artbegriff weiterhin verwenden. Die ungeheure Langsamkeit der phylogenetischen Umbildung stellt ja an die Präzision der Zeitbestimmung keine strengen Anforderungen, und wir können hier unbedenklich ein paar Jahre, Jahrzehnte oder Jahrhunderte als einen Augenblick der Stammesgeschichte betrachten, innerhalb dessen gegebene »Arten« gelten sollen. (Graphisch-symbolisch stellen sich Arten auf jedem Zeitdurchschnitt durch den Stammbaum als Querschnitte seiner Äste dar, im gegenwärtigen als deren vorläufige Enden.)

Das führt uns zum Begriff der »*Stammreihen*«. Wenn wir nämlich in Gedanken (!) die Geschichte einer heutigen Art rückwärts verfolgen, so müssen wir annehmen, daß die Vorfahren der heutigen Angehörigen derselben zu allen Zeiten auch wieder in einer »Art« vereinigt waren, und so

fort bis zu den Anfängen des Lebens. Jeder beliebige Zeitdurchschnitt trifft so auf eine »Stammart« der heutigen als eines Stadiums ihrer Stammes- (oder Art-)entwicklung. Natürlich gibt es unendlich viele solcher Stadien, doch werden wir für die Darstellung, wie bei der Ontogenese, so viele auswählen, als uns zur Erfassung der Veränderungen nötig scheint. Eine solche Folge von Stammarten bezeichne ich als eine »Stammreihe«. Das ist etwas durchaus anderes als die »Ahnenreihe« der individuellen Genealogie und wird sehr zu Unrecht mit derselben immer wieder durcheinander geworfen.*) Mit der Entwirrung der individuellen Abstammungsverhältnisse, die sich bei zweielterlicher Fortpflanzung nur durch ein kompliziertes Netzwerk darstellen lassen (O. HERTWIG, Werden der Organismen, 2. Auflage 1918, p. 256), hat es die Phylogenetik überhaupt nicht zu tun, sondern nur mit der Artenverwandtschaft.

Zwischen Arten gibt es aber nur einerlei Verwandtschaftsbeziehung, nämlich die durch Feststellung oder Annahme eines gemeinsamen Vorzustandes in der Stammart gegebene. Das Kriterium für die Verwandtschaft ist also hier die gemeinsame Stammart oder »Stammform«, wie in der idealistischen Morphologie der gemeinsame Typus. So kommt eine völlige Analogie zustande mit den Beziehungen, die sich bei einelterlicher Fortpflanzung ergeben, und der Stammbaum wird zum adäquaten Ausdruck für phylogenetische Verwandtschaft, während er durchaus nicht vermag, die gewöhnliche Blutsverwandtschaft bei zweigeschlechtlicher Fortpflanzung zur vollen Darstellung zu bringen. Wenn man also die Anwendung von Stammbäumen in der Morphologie kritisiert mit dem Hinweis darauf, daß diese Art Formulierung der Genealogie entnommen sei, wo sie allein berechtigt sei, so trifft man den Nagel keineswegs auf den Kopf.

Der Stammbaum ist vielmehr die einzig passende Form, die für die phylogenetische (oder systematische) Verwandtschaft anzunehmenden Beziehungen passend auszudrücken, und jede andere macht vielfache Konventionen und Kompromisse nötig, so auch die übliche Form des natürlichen Systems. (p. 15)

g. ÜBER STAMMESGESCHICHTLICHE URKUNDEN

Wenn Stammesgeschichte als Forschung möglich sein soll, muß es historische Quellen dafür geben. Nun sind natürlich eigentliche Urkunden, in denen phylogenetische Zusammenhänge unmittelbar beweisend ausgedrückt wären, nicht vorhanden. Nach dem früher Gesagten muß aber die Folge der typischen Beziehungen, das heißt das natürliche System, mittelbar als Ausdruck solcher Zusammenhänge angesehen werden. Dasselbe gilt von den Erscheinungsreihen, die damit in einem unverkennbaren Parallelismus stehen, nämlich die der individuellen Entwicklung und die der paläontologischen Veränderungen. Wir hätten dann dreierlei Urkunden für die Stammesentwicklung, nämlich die systematische, ontogenetische und paläontologische. Wenn wir daher über die Vergangenheit eines gegebenen Organismus Auskunft verlangen, werden wir dreierlei zu ermitteln haben:

a) die Stellung im natürlichen System und damit die systematische Stufenfolge, die zu ihm hinführt (p. 13);

*) Man vergleiche und unterscheide die Begriffe der „Übergangsreihe" (p. 9—10), Stufenreihe (p. 13), Ahnenreihe (p. 29) und Stammreihe!

b) die Reihe seiner ontogenetischen Stadien oder die ontogenetische Stufenfolge, aus der er hervorgeht;

c) die paläontologische Stufenfolge, das heißt das geologische Alter und die Reihenfolge des geologischen Auftretens der systematischen Vorstufen. — Andere Quellen gibt es nicht!

Zwar sind auch die beiden letzten Erscheinungsreihen von der systematischen Morphologie idealistischer Richtung bereits zum Teil ausgewertet worden, und das natürliche System enthält darum stets den Kern dessen, was im Einzelfall ausgesagt werden kann, in klarer Form ausgedrückt. Es kann sich aber, wenn wir von dreierlei Urkunden sprechen, nicht nur darum handeln, daß wir die drei Hauptgesichtspunkte der natürlichen Systematik (p. 19—26) wieder sondern und für sich, in Anwendung auf Einzelfälle, historisch umdeuten. Vielmehr sind in den ontogenetischen und paläontologischen Tatsachen Elemente gegeben, die eine speziell historische Auslegung, auch unabhängig vom natürlichen System, erlauben. Wir wollen daher die drei Urkunden einer näheren Betrachtung unterziehen.

a) Die systematische Urkunde ist durch das natürliche stammbaummäßig gefaßte System gegeben, das wir nach Maßgabe der deszendenztheoretischen Grundanschauung (daß der Grad typischer Ähnlichkeit nur der Ausdruck, beziehungsweise eine Folge des Grades phylogenetischer Verwandtschaft sei) historisch auffassen. Die systematischen Stufenfolgen, dargestellt durch Reihen idealer Typen, werden dann als phylogenetische, das heißt Stammreihen angesehen, jeder Typus als die Stammform der von ihm abzuleitenden Arten einer Gruppe. Natürlich übertragen sich dabei die etwa vorhandenen Unsicherheiten in der Bestimmung des Typischen auch mit auf unsere Vorstellungen vom phylogenetisch Primären, ebenso die speziellen Lücken der Kenntnis. Insbesondere muß darauf hingewiesen werden, daß wir so keine Stammreihen in beliebiger Ausführlichkeit von der Systematik erlangen können. Die Zahl der zu ermittelnden, das heißt methodisch erschließbaren Typen ist durch die vorliegende Mannigfaltigkeit (p. 13) gegeben und damit auch unsere Kenntnis der Stammesentwicklung begrenzt. (Wenn wir keine Octopoden hätten, so könnte auch über eine dibranchiate Vorstufe der Decapoden nichts ermittelt werden!)

b) Die paläontologische Urkunde ist nicht einfach durch die Summe der an ausgestorbenen Arten zu machenden Beobachtungen gegeben. Denn ausgestorbene Tiere sind nur wegen der unvollständigen Kenntnis, die wir von ihnen haben können, anders anzusehen als lebende.*) Vielmehr besteht dieselbe nur aus den damit verbundenen geologischen Datierungen. Wir erfahren als Phylogenetiker von der Paläontologie an Besonderem lediglich, wann gewisse Arten, Gattungen, Familien usw. erschienen und verschwunden (ausgestorben, abgeändert worden) sind, und zwar sind ihre Angaben darüber stets mit Vorsicht aufzunehmen. Nur die positiven sind sicher. Die negativen, das heißt die Beobachtungen über Fehlen gewisser Typen in gewissen Schichten, beruhen vielfach nur auf der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis von der ausgestorbenen Mannigfaltigkeit. Uns ist sicher nur ein geringer Teil der einstigen Lebewelt zugänglich, auch wenn wir die überhaupt nicht erhaltungsfähigen Formen ausschließen.

*) Nicht, daß etwas war, bedeutet eine historische Erkenntnis, sondern erst der Nachweis, daß etwas Vergangenes als Vorzustand von etwas Nachfolgendem anzusehen sei.

Von der unmittelbaren Feststellung eines Abstammungsverhältnisses kann paläontologisch im allgemeinen keine Rede sein. Nur in besonders glücklichen Fällen sind als lückenlose Übergangsreihen an eng verknüpften Fundstellen Stammreihen mit einiger Sicherheit feststellbar. Das hat mehr prinzipielle Bedeutung für die Abstammungslehre als spezielle für die Auffindung der zu ermittelnden allgemeineren Verwandtschaftsbeziehungen. Auch bei größter Vollständigkeit aber bietet die Paläontologie die einzelnen Tatsachen nicht in organischem Zusammenhang (als Ahnenreihen) dar; auch eine Verbindung derselben zu wirklichen Stammreihen ist meist nicht oder nur auf Grund gewagter Hypothesen möglich. Dadurch gerät die Paläontologie phylogenetisch in erheblichen Nachteil gegenüber der individuellen Entwicklungsgeschichte, welche uns historisch ausdeutbare Formbeziehungen als naturnotwendig geschlossene Zusammenhänge darbietet.

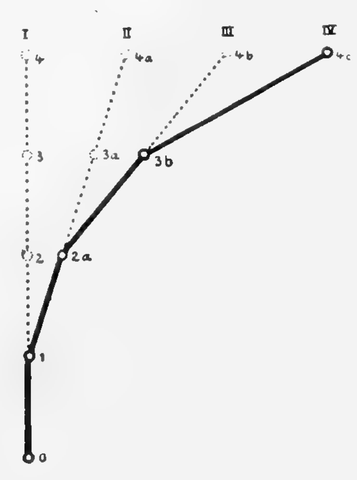
c) Die ontogenetische Urkunde wird dargestellt durch die individuelle Entwicklung der Naturformen, die man seit FRITZ MÜLLER und ERNST HAECKEL als eine abgekürzte Wiederholung der Stammesentwicklung auffaßt. Die Begründung dafür liegt eigentlich in dem schon von der idealistischen Morphologie gelieferten Nachweis, daß die ontogenetischen Stufen mit den systematischen übereinstimmen, genauer mit den homologen Stadien der voraufgehenden systematischen Stufen (p. 11). Wenn nun die systematischen Stufen zu phylogenetischen umgedeutet werden, so müssen auch diese onto-phylogenetischen Beziehungen mit umformuliert werden, was durch HAECKELs biogenetisches Grundgesetz in allerdings mehr suggestiver als genauer Weise geschehen ist. Denn davon, daß die Ontogenie die Phylogenie »wiederhole«, kann ja nicht ernstlich gesprochen werden, da die Phylogenie (p. 28) ihrem ganzen Wesen nach verschieden von der Ontogenie ist, ob wir sie nun durch Ahnen- und Stammreihen bloß symbolisiert (p. 29) oder wirklich dargestellt denken.

Die Ontogenesen wiederholen nämlich wohl Etwas, nämlich die vorangegangenen Ontogenesen ihrer Ahnen, mit denen sie ihrem ganzen Wesen nach übereinstimmen. Nach der Abstammungslehre müssen sie aber von diesen Ontogenesen allmählich abweichen. Die Art dieser Abweichung muß nun eine derartige sein, daß die in der Ontogenese vorangehenden Zustände (unter Vorbehalt: p. 19!) immer konservativer sind als die nachfolgenden. Wenn dies ein Gesetz ist, dann müssen notwendig die morphologischen Beziehungen zustandekommen, die wir beobachten. Es kann nun aus dem allgemeinen Kausalzusammenhang der Entwicklung auf die Wirksamkeit eines solchen Gesetzes tatsächlich geschlossen werden, und ich habe an anderer Stelle (NAEF 1917, p. 57) dasselbe strenger zu formulieren versucht. Darauf gestützt, dürfen wir annehmen, daß jeder Zustand, der an einer organischen Gestaltung im Verlauf der individuellen Entwicklung auftritt, primitiver sein muß als der daraus hervorgehende.

Die Gestaltungen, welche wir an einzelnen Teilen des sich entwickelnden Individuums beobachten, wiederholen also ähnliche Gestaltungen, die auf homologen Stadien der Ahnen bestanden und treten im Verlauf der Umbildung solcher Teile in gleicher Folge auf, wie sie in der Ahnenreihe erschienen sind. Dieser Satz umschreibt den Tatbestand des sogenannten »biogenetischen Grundgesetzes« und formuliert, genauer als dieses, die Folgen des oben angedeuteten wirklichen Gesetzes. Danach muß nicht nur die Ontogenese als eine völlig

sichere historische Urkunde angesehen werden, sondern es ist damit auch der Schlüssel für die Lesart derselben geliefert.

Es ist nun klar, daß wir unmittelbar aus der Ontogenese nichts über erwachsene Ahnen erfahren. Wohl aber ist dies mittelbar möglich. Denn die in der Ontogenese beobachteten Durchgangsformen müssen einmal bestimmt gewesen sein, andere Endformen hervorzubringen, überhaupt ein anderes Schicksal zu erleiden, als das, das ihnen heute zukommt. Das ist umso wahrscheinlicher, als wir auch gegenwärtig beobachten, wie dieselben Durchgangsformen den verschiedensten Wesen zukommen. Man denke nur an die beinah lächerliche Ähnlichkeit der ganzen Embryonen höherer Wirbeltiere (zum Beispiel des Menschen) mit denen niederer (zum Beispiel von Haien).



Textfigur 4.

Die Ontogenese (Morphogenese) als phylogenetische Urkunde. 0—4 sind die Stadien einer Morphogenese mit indirektem Verlauf. Jedes dieser Stadien erlaubt die Konstruktion von typischen Endzuständen durch direkte Ausgestaltung, wodurch sich eine Reihe von Übergangsformen ergibt (I—III), welche schrittweise zu IV hinführen. Ist IV ein Vogel, so entspricht III einem Reptil, II einem Amphibium, I einem Fisch.

Es erscheinen nun die vorkommenden Durchgangsformen an sich keineswegs gleichmäßig geeignet, die verschiedenen Wege einzuschlagen. Denn diese nehmen bald einen völlig direkten, bald einen indirekten Verlauf. Im ersten Fall handelt es sich um Beibehaltung des allgemeinen Planes unter bloßer Komplikation und funktioneller Entfaltung der Teile, im anderen um Abänderung der primären Lagerungsverhältnisse und Proportionen unter Differenzierung und Arbeitsteilung zwischen ursprünglich gleichartigen Organisationselementen. Wir halten nun die Formen mit direkter Entwicklung für die ursprünglichen, ebenso wie wir sie bei idealistischer Grundanschauung (p. 20) als typisch angesehen haben; diejenigen mit indirekter Entwicklung dagegen halten wir auch im phylogenetischen Sinne für sekundär abgeändert. Die indirekte Ontogenese gibt uns so wenigstens Hinweise auf die Beschaffenheit der Ahnen des betreffenden Organismus. (Textfigur 4.)

Die Stadienreihe der Morphogenese läßt eine wirkliche Ahnenreihe erschließen, innerhalb deren die betreffenden Anlagezustände einst eine direkte Entfaltung gewannen, während sie bei den Nachkommen weitere Umwandlungen durchmachen. Es werden

aber in der Ontogenese keine Endstadien von Ahnen direkt wiederholt, und es gibt keine Palingenesis im Sinne von F. MÜLLER und HAECKEL, also auch keine Cenogenesis.

Wir können nun die einzelne Ontogenese als phylogenetische Urkunde betrachten, ganz unabhängig davon, daß auch der Vergleich von Ontogenesen in der natürlichen Systematik eine große Bedeutung hat und dort ebenfalls eine historische Auswertung erfährt (p. 19—21). Der Vorzug dieser Urkunde liegt darin, daß sie uns die Stufen in einem unverkennbar naturnotwendigen Zusammenhang darbietet, während die paläontologische und systematische solche Zusammenhänge nur erschließen lassen, sie aber nicht als unmittelbare Gegebenheiten enthalten. Die Aussagen der Ontogenese, wenn sie nur richtig aufgefaßt und verstanden werden, sind daher das Gewisseste, was über die spezielle Phylogenie einer Form ermittelt werden kann. Freilich ist der Umfang dieser Aussagen schwankend und in dem Maße gering, als die Entwicklung organischer Formen eine direkte wird, — soweit nämlich auch die frühen Stadien den späteren in der Abänderung nachfolgen. Es kann bei nahen Verwandten gezeigt werden, daß die einen eine phylogenetische Reminiszenz noch zeigen, die anderen nicht mehr (NAEF 1917, p. 60). FRITZ MÜLLER hat also ganz recht, wenn er (loc. cit. p. 7) von einer Verwischung der Urkunden spricht. Dagegen gibt es keine Fälschung derselben.

Wenn wir im Vorstehenden von phylogenetischen Urkunden außer den systematischen gesprochen haben, so will das nicht sagen, daß irgendwie etwas über stammbaummäßige Beziehungen zu erfahren sei, was nicht im natürlichen System idealistischer Begründung enthalten und verwertet wäre. Der ganze Bereich der bekannten Tatsachen und der Beziehungen zwischen denselben wird von der idealistischen Methodik erschöpft, und die Phylogenetik könnte sich zunächst darauf beschränken, die Resultate der idealistischen Morphologie umzudeuten und zu übersetzen. Immerhin kann eine phylogenetische Auswertung der individuellen Entwicklung und paläontologischer Befunde, auch abgesehen von einer Erörterung der systematisch-morphologischen Beziehungen und darüber hinaus, stattfinden (NAEF 1919, p. 62) und, wie oben, vorläufig begründet werden.

Wir müssen hier nochmals zu der Frage zurückkehren, ob die abgestuften Ähnlichkeiten auch direkt geschichtlich aufgefaßt werden könnten, wie es die Phylogenetiker vielfach taten. Ich glaube nicht, daß diese Frage prinzipiell verneint werden darf, doch liegen zur Zeit die Dinge so, daß eine Darlegung der Gesichtspunkte, nach denen Ähnlichkeiten als Beweis für Blutsverwandtschaft angesehen werden könnten, erheblichen Schwierigkeiten begegnen würde (p. 6, 22, 26). Wir glauben daher, den logisch einwandfreien Weg gewählt zu haben, wenn wir zunächst die Prinzipien der bewährten systematischen Morphologie idealistischer Richtung ausbauten, um sie zur konsequenten praktischen Anwendung geeignet zu machen. Die phylogenetische Auffassung kann dann auf Grund einer einzigen, bereits zur Theorie erhärteten Hypothese (p. 52) daran angeschlossen werden, ohne daß schwebende Streitfragen über den Vorgang und die Bedingtheit der Artabänderung aufgeworfen werden müssen, wenn es sich darum handelt, spezielle systematisch-morphologische Aufgaben zu lösen, wie in diesem Werk. — Ein Streiflicht auf die Unsicherheit, die in Bezug auf die stammesgeschichtliche Umbildung noch besteht, mag der folgende Abschnitt werfen.

h. ÜBER ALLGEMEINE RICHTLINIEN DER PHYLOGENETISCHEN ABÄNDERUNG

Vielfach begegnet man bei den Phylogenetikern der Tendenz, die ganze Abwandlung organischer Formen als von einem Prinzip des Fortschrittes beherrscht anzusehen, das heißt, als einen unaufhörlichen, nur in Ausnahmefällen gestörten Aufstieg aus dunklen Tiefen zu immer höherer organischer Vollkommenheit. Die DARWINsche Lehre vom Überleben des Tüchtigsten im Kampf ums Dasein hat solcher Auffassung mächtigen Vorschub geleistet. In der Tat läßt sich nicht leugnen, daß in vielen Stufenreihen eine progressive Zunahme der Körpergröße und -kraft, der Komplikation, der Mannigfaltigkeit festzustellen ist. Doch gilt das keineswegs von allen. Vielfach sogar beobachten wir in der systematischen Stufenfolge das gerade Gegenteil, nämlich eine progressive Verkleinerung und Vereinfachung. Ja, ich glaube noch dartun zu können, daß solche rückschrittliche Entwicklung im einzelnen außerordentlich viel häufiger ist als fortschrittliche! Das scheint paradox, weil man im Verlauf der Erdgeschichte tatsächlich einen fortgesetzten Aufstieg des Organischen erkennen kann.*)

Man mache sich aber klar, daß ein Fortschritt nur auf einer geringen Zahl von Linien stattzufinden braucht, um nicht nur auffällig zu werden und alle anderen Tendenzen zu verdecken, sondern auch, um ein Übergewicht zu erlangen und das Rückschrittliche immer wieder zu verdrängen, seiner Häufigkeit zum Trotz. Eine Neuerung, zum Beispiel die Umbildung eines Teiles der Decapodensaugnäpfe zu Haken, braucht auch nur einmal durchgeführt zu sein (bei einer Stammart), um beliebig oft bei oder nach der Abspaltung von neuen Arten wieder verloren zu gehen. (Kap. 5.) Wir müssen uns hier entgegenhalten, daß unsere Methodik uns im allgemeinen nicht erlaubt, die Artabänderung überhaupt zu verfolgen, sondern nur die Etappen (systematische und phylogenetische Stufen, p. 13 und 32) zu erschließen, auf denen die Entwicklung von Gruppen vorliegender Formen sich schied. Nun erschließt ein — wenn auch noch so seltener — Fortschritt immer wieder neue Möglichkeiten, und ihr Träger kann so zum Ausgangspunkt neuer Mannigfaltigkeiten werden. Phylogenetische Stufen werden daher in sehr vielen, vielleicht allen (!) Fällen eben solchen, von irgend einem Gesichtspunkt aus besonders fortgeschrittenen Formen entsprechen. Das Hervortreten des Fortschritts in den Stufen wäre also wohl für diese, das heißt für die Entstehung neuer Mannigfaltigkeiten, nicht aber für Artveränderung an sich, kennzeichnend.

Natürlich aber besagt das DARWINsche Prinzip überhaupt nicht, daß der in unserem Sinne Fortgeschrittenste überlebe, sondern der den bestehenden oder entstehenden Bedingungen am besten Angepaßte, eventuell der Kümmerlichste, Kleinste, Anspruchsloseste. Das Prinzip ist überhaupt ein ökologisches, nicht ein morphologisches.

Vielfach ist es freilich so, daß das morphologische Fortschreiten mit einem ökologischen Hand in Hand geht, und daß es gemeinsame Gesichtspunkte für beide gibt. Sie heißen Vermehrung und Differenzierung. Vermehrung bedeutet ökologische Stärkung und Sicherung und ist gebunden

*) Fortschritt soll hier nur Komplizierung, Zunahme des Mannigfaltigkeitsgrades heißen.

an die letzten Lebenseinheiten, die wir kennen, die Zellen. Deren Teilung ist die wesentlichste Voraussetzung alles beobachteten Fortschrittes; sie führt zur Vermehrung der Individuen und der Teile von solchen und liefert so das Material, an dem Differenzierung sich zeigen kann.

Diese bedeutet zunächst nur Unterscheidung. Aber Unterscheidung der Form bedeutet, da jede Form wieder ein »Apparat« ist, auch Unterscheidung der Leistung und, wenn diese sich bewährt, stellt sie sich dar als Arbeitsteilung. Alle Differenzierung, die in der systematischen Morphologie erfaßt werden kann, hat diesen begleitenden ökologischen Charakter. In diesem Sinne kann als »Fortschritt« eine häufig vorkommende und ihrem Verlauf nach zu verfolgende Entwicklungsart gekennzeichnet werden, welche freilich nicht die einzige ist, sondern ihr Gegenstück hat und daher nicht zum Ausgangspunkt für methodische Grundsätzlichkeiten genommen werden kann.

i. LEITSÄTZE

1. Die idealistische Morphologie ist nicht nur in der Geschichte der Wissenschaft die Voraussetzung für die Einführung der Phylogenetik gewesen, indem sie das »natürliche System« der Organismen schuf, sondern muß ihr auch heute noch aus logischen Gründen vorangestellt werden. (Denn wir können natürlich nicht unmittelbar und voraussetzungslos nach vergangenen, gar nicht mehr vorhandenen Dingen forschen.) (p. 6, 22, 26)

2. Wir sehen die methodische Grundlage der idealistischen Morphologie in einer Lehre von den »typischen Ähnlichkeiten«. Typische Ähnlichkeit ist die Ähnlichkeit zwischen komplexen Ganzen, die sich aus ähnlichen Teilen in übereinstimmender Anordnung zusammensetzen. (p. 8—11)

3. Typische Ähnlichkeit besteht zwischen Organismen überhaupt, insbesondere in Hinsicht auf ihre Formen, Leistungen und Anpassungen. — Systematische Morphologie ist die Betrachtung der Organismen nach Maßgabe der typischen Ähnlichkeit ihrer Form. (p. 7—8)

4. Typische Ähnlichkeit ist analog der geometrischen — insbesondere darin, daß jedem Teil eines Gebildes einer des ähnlichen »entspricht« oder »homolog« ist. Typische Ähnlichkeit ist also eine ideale Beziehung zwischen Formen, die sich in der Homologie der Teile ausspricht. Typische Ähnlichkeit besteht aber letzten Endes nicht zwischen ruhenden Formen, sondern zwischen sich entwickelnden, das heißt den ganzen Ontogenesen, welchen diese Formen angehören. (p. 8—11)

5. Der Typus ist zunächst das »tertium comparationis« beim Vergleiche von typisch ähnlichen Einzelformen und erlaubt die Beziehung einer Vielheit von solchen auf ein ideales Zentrum. Doch erscheint er im Verlauf der Anwendung immer mehr als der Ausdruck objektiver Notwendigkeiten; die Einzelformen verhalten sich zu ihm ähnlich, wie die Einzelfälle zum Gesetz. (GOETHE.)

6. Die Feststellung des Typischen erfolgt durch den Vergleich der einzelnen Teile unter Geltendmachung eines »morphologischen Primats« für bestimmte Teile oder Merkmale aus den beobachteten; dies geschieht zufolge bestimmter Grundsätze. (p. 18)

7. Solche »Prinzipien des morphologischen Primats« lassen sich vor allem drei nachweisen, nämlich das der ontogenetischen, paläontologischen und systematischen Präzedenz. (Alle drei laufen

bei historisch-dynamischer Betrachtung auf das Primat der Ursache über die Wirkung hinaus (p. 22), können aber auch direkt aus dem morphologischen Verhältnis der beobachteten Formen hergeleitet und so im Rahmen der idealistischen Morphologie begründet werden.) (p. 19—21)

8. Das Primat der ontogenetischen Präzedenz bestimmt: Im Verlauf einer Morphogenese ist je ein voraufgehendes Stadium bei der Feststellung des Typischen höher zu bewerten als das daraus hervorgehende nachfolgende. Das bedeutet in der Praxis eine Präzisierung und Einschränkung des sogenannten »biogenetischen Grundgesetzes« und der alten Lehre von der »Parallele« zwischen Ontogenese und »Tierreihe«. Voraufgehende Stadien sind nämlich nur insoweit höher zu bewerten, als sie die ursächliche Voraussetzung für die nachfolgenden darstellen. (p. 19—21)

9. Das Primat der paläontologischen Präzedenz besagt: Unter den entsprechenden Zuständen typisch ähnlicher Organismen sind diejenigen bei der Bestimmung des Typischen höher zu bewerten, welche erdgeschichtlich früher aufgetreten sind. Das kann mit der allgemeinen Tatsache begründet werden, daß solche Formen dem (aus bloßem Vergleich unter Anwendung der anderen Prinzipien gewonnenen) Typus näher stehen. (p. 21)

10. Das Primat der systematischen Präzedenz fordert: Unter den entsprechenden Zuständen typisch ähnlicher Organismen sind diejenigen bei der Bestimmung des Typischen höher zu bewerten, die schon der voraufgehenden systematischen Stufe zukamen, beziehungsweise für dieselbe typisch waren. Das ergibt sich aus dem logischen Wesen der systematischen Stufenfolgen. Indem nämlich dieselben von weiteren zu immer engeren systematischen Kategorien fortschreiten, muß das in der weiteren geltende auch in der engeren angewandt werden. (p. 19)

11. In erster Linie maßgebend für die Feststellung des Typischen und sein Verhältnis zum »Abgeleiteten« sind die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen. Denn, daß in der Ontogenese ein Übergang bestimmter Grund- und Urformen (durch die Stadienreihe hindurch) in mannigfache abgeleitete Zustände stattfindet, kann keinesfalls übersehen werden. (p. 21)

12. Aus diesem Verhalten entspringt denn auch die Idee der »Metamorphose«, nach welcher beobachtete (und ideale) Einzelformen (auch erwachsene) in Gedanken so aneinander gereiht werden, daß sie sich zueinander verhalten wie die Stadien eines Vorganges. — »Metamorphose« heißt hier die ideelle Verknüpfung typisch ähnlicher Formen untereinander durch Vermittlung von Übergangsformen (»Übergangsreihen«). (p. 9—10)

13. Durch einen solchen »Vorgang«, das heißt durch Vermittlung von Übergangsstufen, erscheinen auch die ähnlichen Einzelformen mit ihrem Typus verbunden; der Typus ist dann diejenige gedachte (aber durchaus naturmögliche) Einzelform, von der aus sich eine Mehrheit (von typisch ähnlichen) durch die einfachsten und natürlichsten Metamorphosen »ableiten«, das heißt entstanden denken läßt. (p. 10)

14. Die typische Ähnlichkeit begründet das natürliche System, indem die einem Typus zuzuordnenden Formen (Arten) immer in eine systematische Kategorie zusammengefaßt werden. Wenn dann solche Typen untereinander wieder typisch ähnlich sind, werden die erst gebildeten Kategorien in einer höheren Kategorie vereinigt und einem höheren Typus untergeordnet. (p. 12)

15. Das Verhältnis der neben- und übergeordneten Kategorien (beziehungsweise ihrer Typen) zueinander wird graphisch am vollkommensten ausgedrückt in einem »Stammbaum« (ganz abgesehen davon, ob derselbe eine genetische Abhängigkeit im Sinne der Phylogenetik ausdrücken soll oder nicht). Ein solcher Stammbaum bringt die Beziehungen der begrifflichen Koordination und Subordination am klarsten zum Ausdruck. (»Systematische Stufenfolge.«) (p. 12—13)

16. In der Regel können die systematischen Kategorien auch durch bloße Definitionen (»Diagnosen«) gekennzeichnet werden. Doch leisten dieselben schon praktisch nicht ebensoviel wie die Typen. Vor allem aber werden sie der nicht wegzudenkenden Bindung der Merkmale oder Teile zum natürlichen Ganzen (der »Korrelation«) nicht gerecht. (p. 13—15)

17. Nach der Deszendenztheorie ist die typische Ähnlichkeit (oder Formverwandtschaft) organischer Arten die Folge ihrer phylogenetischen oder Stammesverwandtschaft (Blutsverwandtschaft). (p. 26) Wir sind daher berechtigt, die in der idealistischen Morphologie formulierten Beziehungen in eine historische Fassung zu übertragen, die morphologischen Charaktere des idealen Typus als übereinstimmend mit denen einer realen Stammform anzusehen und auf der methodischen Basis der idealistischen Morphologie so eine phylogenetische aufzubauen.

18. Die Phylogenetik sucht, wie alle echte Naturwissenschaft, zu erklären, das heißt Ursachen (der organischen Formbildung) aufzuzeigen. Sie beschränkt sich hierbei jedoch auf die historische Seite, nämlich die Feststellung der Vorzustände, aus denen Gegebenes erwachsen ist, auf die es also auch »zurückgeführt« werden kann. (p. 27)

19. Damit gerät die Phylogenetik von vornherein in die engste Beziehung zur Entwicklungsgeschichte oder Ontogenetik, welche die unmittelbar gegebenen Vorzustände für die zu betrachtenden Formen aufsucht und zuletzt auf das entwicklungsbereite Ei zurückführt. Streng gefaßt erscheint die Phylogenie als die Vorgeschichte dieses Eies selbst und gipfelt so in der Untersuchung der »Keimbahnentwicklung«, welche die historische Kontinuität des Lebens und der Form darstellt. Letzten Endes ist sie auf die Abänderung der Erbmasse im Verlauf der Keimbahnentwicklung gerichtet. (p. 27—29)

20. Die Phylogenie kann jedenfalls nicht ohne weiteres durch eine Ahnenreihe verkörpert gedacht werden, da solche Ahnen ja keineswegs Stadien eines Vorganges sind, sondern nur in indirekter Beziehung zueinander stehen. Wenn wir darin einen Werdegang sehen, so ist dieser auch hier nur ein gedachter (im Sinn der idealistischen Morphologie, auf die wir immer wieder zurückgeworfen werden). (p. 29)

21. Die Phylogenetik vermag auch keinen neuen Homologiebegriff zu schaffen. Denn, indem wir die entsprechenden Gebilde auf Teile einer »Stammform« zurückführen, sagen wir nur, daß sie diesen gemeinsam homolog seien, setzen also den Homologiebegriff bereits voraus. (Ebensowenig konnte die Entwicklungsgeschichte einen neuen Homologiebegriff liefern.) (p. 8, 20, 28)

22. Die Ahnenreihen können uns aber die Phylogenie sozusagen symbolisch vertreten, indem wir nämlich die Beschaffenheit der Ahnen als die Folge des Zustandes auffassen können, auf dem die Keimbahnentwicklung im Moment ihrer Erzeugung angekommen war (p. 27). Auch dann aber dürfen wir die Ahnenreihen nur aus sich entwickelnden Wesen, das heißt aus den aufeinanderfolgenden Ontogenesen aufgebaut denken.

23. Bei dieser Auffassung kann aber die Ontogenese nicht die Stammesgeschichte wiederholen, wie das sogenannte »biogenetische Grundgesetz« besagt; eine solche Formel kann auch mit aller Einschränkung (Cenogenesis usw.) nicht gerechtfertigt werden. Es gibt überhaupt keine Palingenese (Auszugsentwicklung) im Sinne E. HAECKELs, in der die erwachsenen Ahnenstadien irgendwie wiederholt werden. (p. 33—34)

24. Die Gestaltungen, welche wir an einzelnen Teilen des sich entwickelnden Individuums beobachten, wiederholen ähnliche, homologe Gestaltungen, die auf homologen Stadien der Ahnen bestanden, und treten im Verlauf der Umbildung solcher Teile in gleicher Folge auf, wie sie in der Ahnenreihe erschienen sind. (p. 33)

25. Die besondere Bedeutung der Paläontologie für die Phylogenetik besteht darin, daß die von ihr geförderten fossilen Formen, die übrigens nach denselben Gesichtspunkten wie recente zu behandeln sind, erdgeschichtlich datiert werden können. Ihr Nachteil ist, daß sie die Tatsachen nicht in einem natürlichen Zusammenhang wie die Entwicklungsgeschichte darbietet. Alle Folgeverhältnisse zwischen Fossilien müssen erst konstruiert werden. (p. 32—33)

26. Die Phylogenetik hebt den Artbegriff in seinem alten, allgemeinsten Sinn auf. Arten sind nur noch Fortpflanzungsgemeinschaften innerhalb begrenzter Zeiträume. Zwischen einer Mehrheit solcher Arten besteht die (hypothetische) »phylogenetische Verwandtschaft« darin, daß sie aus einer gemeinsamen Stammart (»Stammform«) hervorgegangen sind. (p. 30)

---

5. ÜBER DIE FORM DER SYSTEMATISCH-MORPHOLOGISCHEN DARSTELLUNG

Wir müssen aus verschiedenen Gründen darauf verzichten, die Anwendung der oben erörterten Grundsätze in der systematisch-morphologischen Forschung hier zu erörtern; dagegen können wir nicht ganz unterlassen, ihre Bedeutung für die Darstellung abgeschlossener Resultate etwas näher ins Auge zu fassen. Wir haben uns im vorstehenden Abschnitt bemüht, den gedanklichen Inhalt gewisser Formeln und Terminologien, die zwar zum Teil allgemein gebraucht, aber meist nicht mit der gebührenden Folgerichtigkeit gehandhabt werden, ins rechte Licht zu rücken und aus der Unbestimmtheit herauszuheben. Daraus dürfte hervorgehen, daß die ideelle Beziehung der typischen Ähnlichkeit das Leitmotiv des ganzen inneren Aufbaues systematischer Werke sein muß, während die nackten Einzeltatsachen wohl das Material, nicht aber den gestaltenden Sinn dafür liefern können. Wenn die abgestuften Formverwandtschaften, an Hand der Typen in stammbaummäßiger Folge gefaßt, das architektonische Prinzip der Darstellung bilden, bekommt dieselbe als Ganzes eine gedankliche Geschlossenheit, die sie über eine bloße Angabensammlung hinaushebt. Dabei findet jede Tatsache die gebührende Stelle, welche über den Grad ihrer Allgemeinheit oder Besonderheit klare Auskunft gibt. Das Mannigfaltige wird zur Einheit, die Kenntnis der realen Dinge zur Einsicht gestaltet.

Eine solche Darstellung wird erst möglich, wenn die tatsächliche Beherrschung des Stoffes eine bedeutende Tiefe, die morphologische Abstraktion eine gewisse Abgeschlossenheit erlangt hat. Zweifel und Lücken der Erkenntnis werden zwar immer bestehen bleiben, aber eine gewisse Endgültigkeit der Gestaltung im Rahmen gegebener Möglichkeiten muß erstrebt und kann erreicht werden. Freilich kostet das viel Zeit und Mühe und verträgt sich schlecht mit allen Terminsetzungen und Arbeitshinderungen, wie die Umstände sie mir auferlegten.

Die Art der Darstellung muß nach dem eben Gesagten eine deduktive sein. Sie soll konsequent vom Allgemeinen zum Besonderen fortschreiten, den Stufen des ermittelten natürlichen Systems folgend, bis zuletzt die Arten als besondere Metamorphosen des Gattungstypus erscheinen. So selbstverständlich und natürlich diese Praxis ist, findet sie sich kaum irgendwo mit völliger Folgerichtigkeit durchgeführt, und auch im folgenden Werk ist dies nur bis zu einem gewissen Grad der Annäherung geschehen. Gewisse Unebenheiten der Darstellung bleiben bei der Notwendigkeit, zu einem endlichen Abschluß zu gelangen, auch hier stehen. Es wird im Dienste der Idee auf solche Abweichungen gelegentlich verwiesen und so Kritik am eigenen Kind geübt werden. Denn der Autor, der verbreitete Grundsatzlosigkeit scharf getadelt hat, möchte das Ansehen seiner Prinzipien nicht an die eigene unvollkommene Anwendung gebunden wissen.

Die Kapitel des folgenden Hauptteils enthalten in systematischer Folge Darstellungen idealer und konkreter Arten, deren allgemeines Bild ein übereinstimmendes ist. Denn, wenn es richtig ist (p. 12), daß die systematischen Einheiten jeder Ordnung sich auf die Konstruktion idealer Typen gründen, so müssen sie auch an Hand derselben dargestellt werden. Jedes Hauptkapitel enthält daher vor allem eine Artbeschreibung als Darstellung eines Gattungs-, Familien- oder Ordnungstypus.

Jedem Typus ist, wie der einzelnen Art, die Diagnose der betreffenden systematischen Kategorie vorangestellt — einerseits, um einem praktischen Bedürfnis zu dienen, anderseits, um eine knappe Zusammenfassung dessen, was innerhalb der Gruppen konstant und allgemein gefunden wird, zu Grunde zu legen. Das muß auch der (für uns wesentlicheren) Charakteristik des Typus Vorschub leisten, indem für die Diskussion die in der Diagnose erwähnten, d. h. allgemeinen Züge von vornherein ausscheiden; denn was allgemein ist, ist auch typisch. Die Diagnosen liefern also wesentliche Voraussetzungen für die Begründung des Typus und sind dadurch geeignet, demselben den Charakter des Problematischen, der ihm seiner Natur nach anhaftet, in vielen und wichtigen Teilen zu nehmen. Es erübrigt so die vorangestellte Diagnose viel stereotype Erwägungen und wird zu einem festigenden Element in dem Aufbau der systematisch-morphologischen Darstellung.

Zur Erleichterung der sachlichen Auffassung haben wir die Beschreibung der ausgebildeten Formen in den größeren und allgemeinen Kapiteln von der der post-embryonalen Übergangsstadien getrennt und derselben vorangestellt. Wäre das Material und damit die Möglichkeit morphologischer Abstraktion von idealer Vollständigkeit, so wäre der richtige Weg sicher der für viele spezielle Kapitel gewählte gewesen. Wir hätten dann nämlich versucht, von den jüngsten zu den ältesten Stadien fortschreitend, eine Ontogenese neben die andere zu stellen, gleichviel, ob es sich um typische (ideale) oder hypothetische (erschlossene*) Entwicklung handelt oder um tatsächlich vorliegende.

Immerhin hat die gewählte Lösung, d. h. die Sonderbehandlung des »ausgebildeten« Zustandes auch ihre Vorzüge. Da nämlich Heterochronien der Entwicklung systematisch von geringerem Interesse sind, der Weg, auf dem die typischen Einzelheiten erreicht werden, aber stets derselbe bleibt, und die größte Mannigfaltigkeit der Organisation auf die letzten Stadien fällt, so gewinnt die Darstellung derselben eine erhöhte, sozusagen beherrschende Bedeutung, welche so zum natürlichen Ausdruck kommt. Die Angaben über Entwicklung bilden dann nur noch eine natürliche Ergänzung zur Beschreibung des Endzustandes, den sie als das Produkt eines abgelaufenen Vorganges erscheinen lassen.

Im Anschluß an die Darstellung des Typischen muß immer auch die »Metamorphose« oder »Abwandlung« desselben im Bereich einer zu charakterisierenden Gruppe behandelt oder doch ins Auge gefaßt werden. Auf diese Weise wird der innere Zusammenhang des Systems erst vollständig beleuchtet, indem nicht nur die Einheitlichkeit der Form, sondern auch deren Vermannigfaltigung Sinn und Bedeutung gewinnt. Dies geschieht vor allem, wenn ökologische Hilfsbetrachtungen angewandt werden, in denen dann die Metamorphose der Form zugleich als eine solche des Anpassungsverhältnisses erscheint.

*) Deren einst wirkliche Existenz behauptet oder angenommen wird.

Die Terminologie der Darstellung ist vorzugsweise die einer idealistischen Morphologie, die aber nach dem im vorigen Abschnitt der Einleitung Gesagten ohne weiteres in die der historischen übersetzt werden darf und kann. Vielfach verwende ich auch indifferente (zweideutige) Ausdrücke. So spreche ich von »Urform«, was sowohl »Typus« (»Idealform«) als »Stammform« bedeuten kann. Stets liegt das Schwergewicht darauf, die typischen Ähnlichkeiten zur Darstellung zu bringen, eine ausgesprochen historische Formulierung der Resultate drängt sich erst da auf, wo ausgiebige Verwendung der paläontologischen Daten erstrebt wird und möglich ist, wobei dann die »Metamorphose« zeitlich orientiert werden muß.*)

Eine allgemeine Forderung ist die weitgehendster Anschaulichkeit. Daß die bildliche Darstellung beobachteter Formen viel besser als aller Wortkram den systematisch-morphologischen Aufgaben dient, ist gewiß selbstverständlich. Im Folgenden wurde versucht, diesem Bedürfnis durch Anwendung einer Zeichnungstechnik Rechnung zu tragen, welche eine verhältnismäßig billige Reproduktion auch sehr zahlreicher Figuren ermöglicht. Daß in denselben auch ein großer, vielleicht der wertvollste Teil der geleisteten Arbeit steckt, wird der Kundige leicht erkennen. Die Figuren sind auch dann, wenn sie in ihren speziellen Maßen und Verhältnissen nach bestimmten, sorgfältig ausgewählten Einzelpräparaten oder lebenden Individuen gezeichnet sind, wie dies in der Regel geschehen ist, keine bloßen Objektwiedergaben. Von solchen unterscheidet sie das Bemühen, von allem Unwesentlichen, Einmaligen, Zufälligen abzusehen und das Typische der Umrisse, Symmetrieverhältnisse usw. hervortreten zu lassen, öfter sogar auf Kosten der zeichnerischen Wirkung.

Aber auch die idealen, durch morphologische Abstraktion gewonnenen Vorstellungen, soweit sie gestaltliche Verhältnisse betreffen, sollten in bildlicher Darstellung gefaßt werden. Denn entweder haben sie keinen wirklichen Belang, dann sollten sie aus wissenschaftlichen Werken wegbleiben, dann sollte man von Ur- und Stammformen und deren angenommenen Eigenschaften zu reden aufhören; oder aber es sind diese Konstruktionen notwendige Hilfsmittel einer methodischen Morphologie und Systematik; dann verdienen sie eine sachgemäße Mitteilung. Rein technische und arbeitsökonomische Erwägungen haben mich gezwungen, die bildmäßige Fassung auf die Typen der Hauptgruppen zu beschränken, während bei denen der untergeordneten Kategorien nur auf solche Abbildungen verwiesen wird, bei denen die als typisch angesehenen Einzelmerkmale wiedergegeben sind.

*) Über die historische Umprägung der ideellen Beziehungen und die „Genealogisierung des Systems" vergleiche man die Schlußabschnitte 1 und 2 dieses Bandes, sowie meine Abhandlung „Paläobiologie und Phylogenetik" (Abh. z. theor. Biol., herausg. von Schaxel, Berlin 1920).

4. VORLÄUFIGE SYSTEMATISCH-MORPHOLOGISCHE ORIENTIERUNG

Inhalt: a. Begrenzung, Stellung und Gliederung der Klasse (Historisches). — b. Systematische Übersicht der Hauptgruppen. c. Systematische Übersicht der Familien und Gattungen. — d. Schema der Molluskenorganisation. — e. Die normale Körperlage.

a. BEGRENZUNG, STELLUNG UND GLIEDERUNG DER KLASSE

Schon ARISTOTELES, der eine ganz erstaunliche Kenntnis von den Tintenfischen besaß, stellte sie als »Malakia« in eine Klasse zusammen, ohne sie irgendwie mit fremden Formen zu vermischen. LINNÉ bezeichnet dem gegenüber einen auffälligen Rückschritt, da er die Cephalopoden teils unter seinen »Vermes Testacea«, teils unter den »Vermes Mollusca« aufführt. SCHNEIDER (1784) vereinigte sie wieder und gab der Klasse ihren heutigen Namen, der von CUVIER akzeptiert und eingebürgert wurde (1798). Letzterer reihte freilich auch die fossilen Bellerophontiden sowie die Foraminiferen hier ein. Die Bellerophontiden erkannte BLAINVILLE (1825) als Gastropoden, während DUJARDIN (1835) die Zugehörigkeit der Foraminiferen zu den Protozoen dartat. Damit hatte die Klasse ihre heutige Begrenzung, welche nur durch LANKESTER (1885) nochmals gefährdet wurde, der die Pteropoden in ihr unterbringen wollte.

Nach allgemeiner Anschauung der Forscher sind die Cephalopoden der »höchstentwickelte« Zweig des Weichtierstammes. Dagegen wird sich nicht viel sagen lassen, wenn man die Komplikation und Mannigfaltigkeit der Form in Betracht zieht; es fragt sich aber, ob eine spezielle Verwandtschaft zu einer oder mehreren der anderen Klassen besteht, und ob ihre Organisation sich etwa aus der einer »tiefer stehenden« herleiten lasse. Es fehlt nicht an solchen Versuchen, von denen ich nur zwei anführen will, nämlich den von GROBBEN (1886), welcher die Dentalien, und den von SIMROTH (1905), der die Schnecken zum Ausgangspunkt nimmt. Beide sind aber stark phantastisch und halten sich an höchst vage Ähnlichkeiten in gewissen Einzelheiten, ohne die typische Gesamtorganisation beider Gruppen festzustellen und einem methodischen Vergleich zu unterziehen.

Auf eine eingehende Diskussion der Verwandtschaftsbeziehungen der großen Molluskengruppen untereinander möchte ich an dieser Stelle nicht eingehen, sondern verweise in dieser Beziehung auf eine besondere Abhandlung über dieses Thema, die an anderer Stelle erscheinen soll. Die jahrelange Beschäftigung mit diesen Fragen hat mich vor allem folgendes gelehrt: es gibt sechs Typen von lebenden Weichtieren, die als scharf gesonderte und gleichwertige nebeneinander zu stehen haben, indem keine aus der anderen irgendwie hergeleitet werden kann, nämlich Cephalopoden, Gastropoden, Lamellibranchier, Scaphopoden, Placophoren und Solenogastren. Die Zu-

sammengehörigkeit dieser sechs Klassen, neben die ich noch die fossile der Odontomorphen stellen will (umfassend Hyolithen, Tentakuliten und Conularien), kann zunächst nicht auf methodische Konstruktion eines irgendwie vollständigen Typus (Urmollusk) begründet werden, sondern nur auf den Nachweis von mehr mittelbarer Verkettung, nämlich darauf, daß jede Klasse unverkennbare typische Ähnlichkeiten mit mindestens einer anderen feststellen läßt. Auch die Aufstellung einer allgemein zureichenden Diagnose ist heute nicht durchführbar.

Immerhin ergibt die kritische Sichtung der Tatsachenmaterials eine Reihe von Anhaltspunkten, welche erlauben, die verbreiteten Vorurteile über den primären Charakter der Molluskenorganisation in Zweifel zu ziehen. Dieselben nehmen allgemein eine Patella-artige Grund- oder Urform für die Mollusken an und stützen sich dabei auf gewisse Formen von Gastropoden und die Chitonen. Nun ist aber längst dargetan (vergl. darüber NAEF 1916), daß alle Patella-artigen Schneckentypen sich von solchen mit normaler Spiralschale herleiten und durchaus nicht der Ausgangsform der Schnecken nahestehen. Die Chitonen aber sind in ihrer ganzen Organisation, besonders im Bau ihrer Schale und dem dadurch bedingten Gesamthabitus viel zu problematisch, als daß man sich darauf allein irgendwie stützen könnte. Die üblichen Vorstellungen sind damit ohne jeden realen Halt.

Innerhalb der sechs lebenden Molluskenklassen sind aber unabweislich gewisse engere Zusammenfassungen anzunehmen. Die Solenogastren und Placophoren stehen allen anderen scharf gegenüber, wodurch sich die Unterstämme der Amphineura und Eumalakia (NAEF 1911) ergeben, deren verwandtschaftliches Verhältnis zueinander durchaus problematisch ist, was jede allgemeine Orientierung in der Morphologie der Weichtiere sehr erschwert. Die Cephalopoden bilden jedenfalls mit den Gastropoden, Lamellibranchien und Scaphopoden eine engere systematische Einheit, innerhalb deren sie zu den Schnecken die nächsten Beziehungen zeigen. Andererseits sind gerade sie es auch, die nach den Chitonen und Amphineuren überhaupt am ehesten die Brücke schlagen lassen.

Auch die Frage einer Verwandtschaft der Mollusken mit anderen Metazoen ist noch sehr strittig, doch scheint sich die Auffassung allmählich durchzusetzen*), welche den Annelidenstamm zum Ausgang nimmt und sich dabei auf die weitgehenden und unabweislichen Übereinstimmungen zwischen Mollusken und Anneliden in der Entwicklung stützt. (Siehe NAEF 1913.)

Die allgemeine Gliederung der Klasse ist bereits in großen Zügen geordnet, und ich hoffe hier den Schlußstein zu legen. Schon ARISTOTELES hatte sehr richtig zwischen Octopoden und Decapoden unterschieden, ein Verfahren, das erst LEACH (1817) wieder aufnahm. OWEN führte (1836) die Gegenüberstellung von Tetrabranchiaten und Dibranchiaten ein, wodurch die heute giltige Gruppierung in der Hauptsache gegeben ist. Als Unterordnungen der Octopoden hatte man seit REINHARDT und PROSCH (1844) Pteroti und Apteri zu betrachten, als solche der Decapoden seit ORBIGNY (1845) Myopsida und Oegopsida. Die letztere Unterscheidung wird hier als künstlich aufgegeben, die erstere dem Inhalt nach beibehalten, aber durch neue Benennungen ausgedrückt

*) Man vergleiche den Artikel von K. HEIDER über Phylogenie der Wirbellosen in: „Kultur der Gegenwart", 3. Teil, 4. Abt., 4. Bd., Abstammungslehre S. 504—511.

(Cirroteuthoidea und Polypodoidea, d. h. Cirroteuthis- und Polypus-artige), nachdem solche schon von HOYLE (1886: Lioglossa und Trachyglossa) und GRIMPE (1917: Cirrata und Incirrata) eingeführt wurden. (Zur Begründung vergleiche man das Kapitel über die Octopoden.)

Die Gliederung der Klasse gestaltet sich nach der eben skizzierten historischen Entwicklung so, wie die untenstehende Übersicht darstellt. Neu ist an derselben vor allem die Aufteilung der Decapoden in Belemnoidea (Belemniten-artige), Teuthoidea (Kalmar-artige) und Sepiodea (Sepia-artige), welche im Hauptteil näher begründet werden soll. Die Gruppe der Oegopsiden (und seines allgemeinen Gebrauchs halber auch der Name) bleibt übrigens als Unterabteilung der Teuthoidea (s. d.) stehen, die der »Myopsiden« wird aufgelöst.

b. SYSTEMATISCHE ÜBERSICHT DER HAUPTGRUPPEN

KLASSE: CEPHALOPODEN SCHNEIDER 1784.

I. Unterklasse: Tetrabranchiata OWEN 1836.
II. Unterklasse: Dibranchiata OWEN 1836.

Ordnung A: DECAPODA LEACH 1817:

1. Unterordnung: Belemnoidea (ZITTEL) NAEF 1912.
2. Unterordnung: Teuthoidea NAEF 1916.
3. Unterordnung: Sepioidea NAEF 1916.

Ordnung B: OCTOPODA LEACH 1817.

1. Unterordnung: Cirroteuthoidea nov.
2. Unterordnung: Polypodoidea nov.

c. SYSTEMATISCHE ÜBERSICHT DER FAMILIEN UND GATTUNGEN DER DIBRANCHIATA

I. Ordnung: DECAPODA LEACH 1817.

1. Unterordnung: BELEMNOIDEA † (ZITTEL) NAEF 1912.

1. Familie: Aulacoceratidae nov.
   Aulacoceras Hauer, Asteroconites Teller, DictyonitesMojs., Calliconites Gemm., Atractites Gümb.
2. Familie: Phragmoteuthidae nov.
   Phragmoteuthis Mojs.

3. Familie: Belemnitidae BLAINV.

Belemnites Lister, Ostracoteuthis Zittel, Neohibolites Stolley, Bayanoteuthis M.-Chalmas, Styracoteuthis Crick, Acroteuthis Stolley, Oxyteuthis Stolley, Macroteuthis Abel usw.

4. Familie: Belemnoteuthidae ZITT.

Belemnoteuthis Pearce, Diploconus Orb., Conoteuthis Orb. (?)

5. Familie: Xiphoteuthidae nov.

Xiphoteuthis Huxley.

2. Unterordnung: TEUTHOIDEA NAEF 1916.

a. Prototeuthoidea nov. †

1. Familie: Belemnosepiidae nov.

Belemnosepia Buckl., Belopeltis Voltz, Palaeosepia Theodori, Loliginites Quenst., Sepialites Münst. (z. T. unsicher!)

2. Familie: Leptoteuthidae nov.

Leptoteuthis H. v. M., Plesioteuthis A. Wagn., Dorateuthis Woodw. (Doryanthes Münst., Acanthopus Münst.), Geoteuthis Münst.

b. Mesoteuthoidea nov. †

1. Familie: Trachyteuthidae nov.

Trachyteuthis H. v. M.

2. Familie: Beloteuthidae nov.

Beloteuthis Münst., Glyphiteuthis Remp., Phylloteuthis Meek & Hayden, Ptiloteuthis Gabb.

3. Familie: Teuthopsidae nov.

Teuthopsis Deslongchamps.

4. Familie: Kelaenidae nov.

Kelaeno Münst. (Diese eigentümliche Form weicht von dem typischen Verhalten dieses Kreises stark ab. Die Verschiebung des »Conus« auf die Rückenfläche, welche bei derselben auffällt, setzt eine weitgehende Umbildung des Mantelsackes, nach Art derjenigen, die wir bei Opisthoteuthis kennen, voraus. Wenn nicht Stücke mit Haken und Tintenbeutel vereinigt vorlägen, möchte man überhaupt daran zweifeln, daß K. ein echter Tintenfisch sei.)

c. Metateuthoidea nov.

a] Metateuthoidea myopsida (ORB. 1845) nov.

1. Familie: Loliginidae ORB. 1845.

Loligo Lam., Sepioteuthis Blainv., Alloteuthis nov., Loliolus Strp., Doryteuthis Naef.

2. Familie: Promachoteuthidae NAEF 1912.
   Promachoteuthis Hoyle.
3. Familie: Lepidoteuthidae NAEF 1912.
   Lepidoteuthis Joubin.*)

β] Metateuthoidea oegopsida (ORB. 1845) nov.

1. Familie: Gonatidae HOYLE 1886 (als Unterfamilie).
   Gonatus Gray.
2. Familie: Benthoteuthidae PFEFF. 1900.
   Benthoteuthis Verrill, Ctenopteryx Appellöf.
3. Familie: Enoploteuthidae PFEFF. 1900.
   Pyroteuthis Hoyle, Pterygioteuthis Fischer, Lycoteuthis Pfeff., Lampadioteuthis Berry, Nematolampas Berry, Enoploteuthis Fér. & Orb., Abralia Gray, Abraliopsis Joubin, Ancistrochirus Gray, Thelidioteuthis Pfeff.
4. Familie: Onychoteuthidae GRAY 1849.
   Onychoteuthis Lichtenst., Ancistroteuthis Gray, Teleoteuthis Verr., Chaunoteuthis Appellöf, Tetronychoteuthis Pfeff., Moroteuthis Verr.
5. Familie: Neoteuthidae nov.
   Neoteuthis nov.**)
6. Familie: Octopodoteuthidae BERRY 1912.
   Octopodoteuthis Rupp., Cucioteuthis Strp.
7. Familie: Histioteuthidae VERR. 1881.
   Histioteuthis Orb., Calliteuthis Verr., Meleagroteuthis Pfeff.
8. Familie: Architeuthidae PFEFF. 1900.
   Architeuthis Strp.
9. Familie: Brachioteuthidae PFEFF. 1900.
   Brachioteuthis Verr.
10. Familie: Chiroteuthidae GRAY 1849.
   Chiroteuthis Orb., Mastigoteuthis Verr., Idioteuthis Sasaki.
11. Familie: Grimalditeuthidae PFEFF. 1900.
   Grimalditeuthis Joubin.

---

*) Vielleicht liegt hier auch ein besonderer Typus von Metateuthoiden vor, jedenfalls kein Oegopside, wie die Bildung des Herzens zeigt. (Vergl. Kap. 4.)

**) Hierher eine noch unbeschriebene Art von Oegopsiden, von der mir drei Jugendstadien vorliegen, die ich hier nur vorläufig nennen und diagnostizieren will: Habitus Sepioteuthis-artig, Flossen seitlich vorwachsend, gerundet, Mantelsack schlank, Gladius hinten mit spitzem Conus, sonst wohl Loligo-artig, Arme kurz, zweireihig, Keulen vierreihig.

12. Familie: Cranchiidae GRAY 1849.

Cranchia Leach, Pyrgopsis Rochebr., Liocranchia Pfeff., Liguriella Issel, Phasmatopsis Rochebr., Toxeuma Chun, Taonius Strp., Desmoteuthis Verr., Megalocranchia Pfeff., Taonidium Pfeff., Cristalloteuthis Chun, Phasmatoteuthis Pfeff., Galiteuthis Joubin, Corynomma Chun, Teuthowenia Chun, Bathothauma Chun.

13. Familie: Ommatostrephidae (GILL 1871) STRP.

Illex Strp., Todaropsis Girard, Notodarus Pfeff., Ommatostrephis Orb., Dosidicus Strp., Hyaloteuthis Gray, Stenoteuthis Verr., Symplectoteuthis Pfeff., Eucleoteuthis Berry.

14. Familie: Thysanoteuthidae KEFERSTEIN 1866.

Thysanoteuthis Troschel.

3. Unterordnung: SEPIOIDEA NAEF 1916.

a. Protosepioidea nov. †

1. Familie: Belopteridae nov.

Beloptera Blainv., Belopterina M.-Chalmas.

2. Familie: Vasseuriidae nov.

Vasseuria M.-Chalmas (problematisch).

b. Metasepioidea.

1. Familie: Spirulirostridae nov. †

Spirulirostra Orb., Belemnosis Edwards*), Spirulirostrina Canavari.

2. Familie: Spirulidae OWEN 1848.

Spirula Lam.

3. Familie: Sepiidae ORB. 1845.

Sepia L., Sepiella Strp., Hemisepius Strp., Belosepia † Voltz.

4. Familie: Idiosepiidae APPELLÖF 1898.

Idiosepius Strp.

5. Familie: Sepiolidae TRYON 1879.

Sepiadarium Strp., Sepioloidea Orb., Rossia Owen, Semirossia Strp., Heteroteuthis Gray, Nectoteuthis Verr., Iridoteuthis Naef, Stoloteuthis Verr., Sepiolina Naef, Euprymna Strp., Sepiola Leach, Sepietta Naef, Rondeletia Naef.

---

*) Durch F. A. BATHER ist wahrscheinlich gemacht, daß B. eine abgerollte, d. h. durch Erosion teilweise zerstörte Spirulirostra ist. Jedenfalls pflichte ich dieser Ansicht soweit bei, als auch icb das aberrante Schalenfragment einer Spirulirostra-artigen Form zuschreibe. (BULLEN-HARRIS 1894.)

II. Ordnung: OCTOPODA LEACH 1817.

1. Unterordnung: PALAEOCTOPODA nov.

1. Familie: Palaeoctopodidae DOLLO 1912.
Calais Sowerby 1846 (Palaeoctopus Woodward 1896).

2. Unterordnung: CIRROTEUTHOIDEA nom. nov.
(Pteroti REINH. & PROSCH 1846, Lioglossa HOYLE 1886, Cirrata GRIMPE 1917.)

1. Familie: Cirroteuthidae KEFERSTEIN 1866.
Cirroteuthis Eschricht, Stauroteuthis Verr., Frockenia Hoyle, Cirrothauma Chun, Vampiroteuthis Chun, Melanoteuthis Joubin, Laetmoteuthis Berry, Hymenoteuthis Thiele, Chunioteuthis Grimpe.

2. Familie: Opisthoteuthidae 1896.
Opisthoteuthis Verr. 1883.

3. Unterordnung: POLYPODOIDEA nov.
(Apteri REINH. & PROSCH 1846, Trachyglossa HOYLE 1886, Incirrata GRIMPE 1917.)

a. Ctenoglossa nov.

1. Familie: Amphitretidae HOYLE 1886.
Amphitretus Hoyle.

2. Familie: Bolitaenidae CHUN 1911.
Bolitaena Strp., Eledonella Verr.

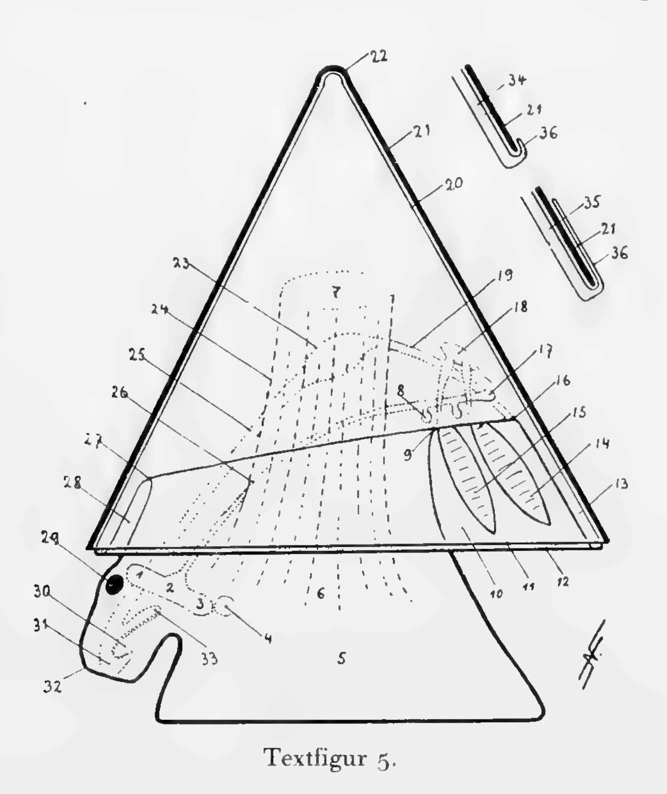
b. Heteroglossa nov.

1. Familie: Polypodidae HOYLE 1909 (= Octopodidae ORB. 1845).
Polypus Schneider (Octopus Lam.), Scaeurgus Trosch., Moschites Schneider (Eledone Leach), Velodona Chun, Cistopus Gray, Pinnoctopus Orb.

2. Familie: Argonautidae CANTRAINE 1841.
Argonauta L., Ocythoë Rafinesque, Tremoctopus Delle Chiaje, Alloposus Verr.

d. SCHEMA DER MOLLUSKENORGANISATION

Obwohl ich bestimmte Vorstellungen von der ursprünglichen Beschaffenheit oder der typischen Organisation der Mollusken hier nicht vertreten will, da die Frage danach nicht in den Rahmen dieses Werkes fällt und ihre Behandlung ein sehr umfangreiches abliegendes Tatsachenmaterial herbeizuziehen nötigen würde, kann ich doch nicht ganz darauf verzichten, die allgemeine Charakteristik



Textfigur 5.

Schema der Molluskenorganisation. 1 cerebraler, 2 pleuraler, 3 pedaler Teil des Schlundrings; 4 Statocyste; 5 Fuß; 6 Ausstrahlungen des Kopffußretraktors bezw, Schalenadduktors; 7 Ansatz desselben an der Schale; 8 vorderes Branchialganglion; 9 Punkt median auf der vorderen queren Mantelfurche; 10 hinterer Abschnitt der Mantelhöhle; 11 freier Schalenrand; 12 freier Mantelrand; 13 Mantel; 14 hintere, 15 vordere Kieme; 16 Stelle des Afters an der Mitte der hinteren queren Mantelfurche; 17 Visceralganglion; 18 Herz; 19 Enddarm; 20 Schalenepithel; 21 Schale; 22 Apex derselben (Embryonalschale); 23 Mitteldarm (Magen); 24 Schalenmuskel; 25 Vorderdarm; 26 Pleurovisceralstrang; 27 vorderster Punkt in der Mantelfurche; 28 vordere Partie der Mantelhöhle; 29 Auge; 30 Zunge; 31 Mundhöhle; 32 Schnauze; 33 Radulatasche; 34 Schnitt durch einen Mantelrand mit schwacher Schalenfalte (36); 35 Schnitt durch einen Mantelrand mit stärker entwickelter Schalenfalte.

des Molluskenstammes zu streifen. Ich möchte dies tun an der Hand eines Schemas, das, lediglich zu didaktischen Zwecken entworfen, keinen Anspruch darauf macht, in allen Teilen als Rekonstruktion der Urform oder Wiedergabe eines methodisch konstruierten Typus zu gelten, wenngleich es eine gewisse Summe von morphologischen Einsichten zur Darstellung bringt.

Dieses Schema steht näher den Verhältnissen der von mir als Eumalakia (NAEF 1911) zusammengefaßten Unterklasse (Cephalopoden, Gastropoden, Lamellibranchien und Scaphopoden) als

den Amphineura (Placophoren und Solenogastren). Es zeigt also eine einteilige, rein postvelare Schale (21), als deren Grundform unter allen Umständen die konische anzusehen ist. Dieselbe erlaubt eine graduelle Verschiebung von flacher oder stumpfer zu beliebig spitz ausgezogener Gestalt, sodaß die Verhältnisse des Schemas beliebig variiert werden können. Die Spitze des Kegels, der sogenannte Apex (22), stellt die Primordialschale oder Embryonalschale dar, deren besondere Entstehung wir übergehen können. Der spätere Umriß ist durch ein mehr oder weniger gleichmäßiges Randwachstum bedingt, d. h. durch die fortgesetzte Anlagerung neuer Schalensubstanz am freien Rande der erst gebildeten Schale. Dasselbe gibt sich kund in den Zuwachsstreifen aller typischen Molluskengehäuse, aus denen die aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung abgelesen werden können. Die Festigkeit älterer Schalen hängt aber von einem besonderen Dickenwachstum ab, d. h. von der sekundären Anlagerung neuer Schalensubstanz auf der Innenseite der erstgebildeten Platte. Diese erzeugt allmählich eine dicke feinblättrige Verstärkungsschicht, welche wir als Hypostracum oder »Perlmutterschicht« bezeichnen, während die durch Randwachstum entstandene, nicht blättrige Schalenschicht Ostracum oder »Porzellanschicht« heißt. Beide Schalenschichten bestehen aus einer organischen Grundsubstanz (Conchin) und eingelagertem, kohlensaurem Kalk. Natürlich ist das Ostracum am Apex (Embryonalschale) am schwächsten und nimmt gegen den Rand hin allmählich an Dicke zu; die Hypostracumschichten (Perlmuttersubstanz) dagegen werden vom Rand gegen den Apex an Zahl und Mächtigkeit stärker. — Zu diesen (typischen) Schalenschichten kommt bei manchen Eumollusken noch ein Periostracum, gebildet aus sekundären Auflagerungen auf die Außenseite des Ostracums, hinzu. (Textfig. 6 auf p. 53.)

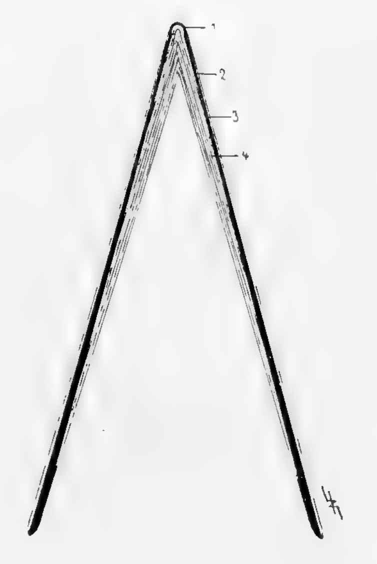
Die gesamte Schale wird vom Schalenepithel (20) gebildet, d. h. derjenigen Partie der Epidermis, die sich an dieselbe anlegt und an ihr adhäriert, ohne daran in vollem Umfang festgewachsen zu sein. Das Ostracum wird nur von dem äußersten Rande des Schalenepithels, das Hypostracum von der übrigen Hauptfläche desselben erzeugt, natürlich durch besondere drüsige Differenzierungen. Das Periostracum entsteht von der Schalenfalte aus.

Die Randpartien des Schalenepithels gehören einer dünnen ringförmigen Hautfalte an, die vom Weichkörper frei herabhängt und der Schale anliegt — dem primären oder Hautmantel (13). Zwischen diesem und den sich von der Schale abhebenden Körperteilen finden wir einen Spaltraum, die Mantelhöhle (10), die nach außen durch die ringförmige Mantelspalte offen steht. Die Mantelhöhle ist vorn (28) und seitlich eng, und ihre tiefste Stelle ist hier eine einfache Furche, die »Mantelfurche« (27). Hinten erweitert sie sich, sodaß die innere Begrenzung der Mantelhöhle eine breite Fläche, das »Mantelhöhlendach«, darstellt (9—16). Dieses wird durch eine »vordere Mantelfurche« (9) vom Körper, durch eine hintere (16) vom Mantel geschieden, welche beide seitlich in der einfachen Mantelfurche zusammentreffen.

In der hinteren Mantelhöhle liegen die »Kiemen« oder »Ctenidien« (14, 15), am Mantelhöhlendach befestigt. Ihre »Achse« ist eine gegen die Spitze verjüngte Platte (Epithelfalte), in deren medialem Rand das zuführende Gefäß verläuft, während der andere das abführende enthält. Dazwischen finden sich zu beiden Seiten der Kiemenachse alternierende sekundäre Falten, die »Kiemen-

blättchen«. Jeder Kiemenwurzel ist die Ausmündung eines Cölomoductes zugeordnet. (Nieren-Geschlechtsöffnungen.)

Die bisher behandelten, durch einen Schnitt (von 27 bis 3) abzutrennenden Körperteile bilden eine an die Schale gebundene, natürliche, morphologische Einheit, die ich als »Schalen-« oder »Mantelsack« bezeichne. Er enthält die wesentlichen »vegetativen« Organe. Der übrige Körperabschnitt oder »Kopffuß« enthält dagegen die Organe der Bewegung sowie die wesentlichen Nerven- und Sinneszentren (Schlundring [1, 2, 3], Statocysten [4], Augen [29]), d. h. die »animalen«, sodaß auch funktionell die begriffliche Gegenüberstellung gerechtfertigt erscheint. Vielfach zerfällt der Kopffuß mehr oder weniger deutlich in Kopf und »Fuß« (5); ob aber eine solche Gliederung als typisch anzusehen sei, wollen wir hier nicht untersuchen. (Vergleiche darüber zunächst NAEF 1911, p. 85—86.) Jedenfalls besteht zwischen Kopf und Fuß typischer Eumollusken der engste Zusammenhang, der vielfach keine Abgrenzung zuläßt.



Schematischer Medianschnitt einer typischen Eumolluskenschale. 1 Embryonalschale, 2 Periostracum, 3 Ostracum, 4 Hypostracum. Man beachte, daß das Hypostracum gegen den Apex dicker wird, weil die zuerst gebildeten Perlmutterschichten nicht bis zu dem jetzigen Schalenrand reichen. Das Ostracum wird dagegen dünner, weil das junge Tier eine schwächere Schale bildete; eine sekundäre Verdickung desselben ist nicht möglich. Auch das Periostracum verstärkt sich gegen den freien Schalenrand hin, wenn die dasselbe liefernde Schalenfalte nur wenig übergreift (vergleiche hierzu auch Textfigur 5).

Textfigur 6.

Der Kopfabschnitt zeigt ein Paar Gruben- oder Blasenaugen (29) und läuft in eine den Mund tragende »Schnauze« (32) aus. Die typische Beschaffenheit des Fußabschnittes ist durchaus problematisch. Jedenfalls bin ich nicht geneigt, eine einfache Kriechsohle als Grundform für die Eumollusken anzunehmen, sondern setze eine reichere Entfaltung locomotorisch-sensibler Anhänge voraus, ohne dies im Schema zur Geltung zu bringen.

Was die innere Gliederung anbetrifft, so spricht die Figur für sich selbst und gibt das Gröbste der typischen Organisation deutlich wieder. Vor allem will ich auf den paarigen »Schalenmuskel« oder »Kopffußretraktor« (24), seinen diffusen Ursprung im Kopffuß (6) und seinen Ansatz (7) auf der Innenseite der Schale hinweisen. Dieser Ansatz erfolgt natürlich durch Vermittlung des Schalenepithels, das aber hier eine besondere (querfasrige) Umbildung zeigt, die zu einer festeren Verbindung mit der Schale führt, als die bloße Adhäsion ermöglichen würde.

Was die Abwandlung (»Metamorphose«) der im vorstehenden Schema enthaltenen Zustände anbetrifft, so beschränken wir uns auf einen Punkt. Die Bildung des Periostracums im obigen (p. 52) Sinn setzt voraus, daß der Mantel wenigstens zeitweise auf die Außenseite der Schale übergreife. Dies geschieht bei den Mollusken stets durch Vermittlung einer besonderen Hautfalte, die dem Mantelrand entspringt und »Schalenfalte« genannt werden soll. Eine solche Falte kann mehr oder weniger große Teile der Schale einhüllen und zuletzt völlig über derselben geschlossen werden, wobei die primär äußere Schale sekundär zu einer inneren wird. Natürlich ist dieses, z. B. für die ganzen dibranchiaten Cephalopoden charakteristische, Verhalten damit nicht genügend charakterisiert, daß man sagt, der Mantel »umwachse« die Schale. Der Mantel selbst ist nur insofern beteiligt, als er die Schalenfalte liefert.

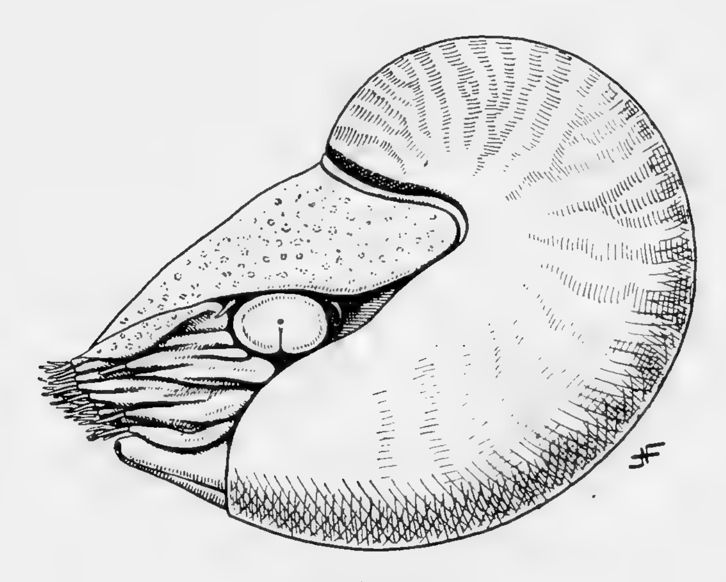
e. DIE NORMALE KÖRPERLAGE

Im Gegensatz zu der allgemeinen Orientierung des Körpers, wie sie das Schema ausdrückt, das ein Vorn und Hinten, Oben und Unten unmittelbar erkennen läßt und sich darin den anderen Molluskenklassen anschließt, ist die normale Lage des Cephalopodenkörpers so, daß der Schalenapex mehr oder weniger nach hinten, der Kopffuß nach vorn gerichtet ist, wobei die hintere Seite des Schemas zur ventralen, die vordere zur dorsalen wird. Die hintere Kieme wird dann zur unteren, die vordere zur oberen. Ebenso wird die hintere Mantelfurche zur unteren, usw. Diese natürliche (»physiologische«) Körperlage, die namentlich beim Schwimmen in der Regel eingenommen wird, ist in der ganzen folgenden Darstellung maßgebend für die Unterscheidung von oben, unten, vorn und hinten. Wo eine andere (»morphologische«) Orientierung Anwendung findet, wird dies besonders hervorgehoben. Es geht nämlich nicht an, im Sinne von LANG und HESCHELER (1900) dieselbe allgemein anzuwenden. Denn damit wäre wohl die natürliche Körperhaltung übersehen und so endlose Verwirrung veranlaßt, aber morphologisch doch keine durchgreifende Klärung geschaffen. Die topographischen Verhältnisse sind bei den Mollusken viel zu kompliziert (man denke auch an die Torsion und Detorsion, die Regulation der Schalenlage bei Gastropoden und vergl. NAEF 1911) und veränderlich, als daß mit einer allgemeinen Orientierung morphologisch viel geholfen wäre. Mit den Unterscheidungen »vorn-hinten«, »oben-unten«, »rechts-links« ist hier überhaupt kein umfassender Vergleich zu sichern, vielmehr hat eine differenzierte Behandlung des Lage-Problems stattzufinden, die für unseren Fall noch recht einfach ist und von der Natur vorgezeichnet wird.

5. ÜBER DIE RECENTE GATTUNG NAUTILUS UND DIE FOSSILEN TETRABRANCHIATEN

a. NAUTILUS

Obwohl die Gattung Nautilus in der mediterranen Fauna nicht vertreten ist, zwingt mich doch die prominente Stellung derselben in der Formenmannigfaltigkeit der Klasse, sie hier kurz zu behandeln und ihre Beziehung zu den übrigen Vertretern derselben zu beleuchten. Ich kann mich bei der folgenden Darstellung fast durchweg auf meine eigenen Befunde stützen, die in einigen Teilen neu sind, in anderen die Angaben der einschlägigen Literatur bestätigen. Vor allem ist hier auf die umfassende Darstellung GRIFFINs (1903) bezüglich der Weichteile und APPELLÖFs (1898) bezüglich der Schale zu verweisen, deren Feststellungen ich im allgemeinen nur wiederholen kann. Immerhin weiche ich von Beiden in der morphologischen Bewertung wichtiger Punkte ab.



Textfigur 7

Seitenansicht von Nautilus pompilius in schwimmender Stellung. (1/2 natürliche Größe.) Schale ungenabelt, freier Mantelrand dorsal unterhalb der „schwarzen Substanz", über der Kopfkappe sichtbar. Man beachte die Vergrößerung der dorsalen Armscheiden zur Kopfkappe, sowie die Anordnung der übrigen, von denen vier hinter den anderen zurückbleiben (Fühlerarme), ferner die Augententakel, die Umstellung des Auges durch die Arme, das Lageverhältnis der letzteren zum Trichter.

Das Material für meine Nautilus-Untersuchungen stammt von Inseln des Stillen Ozeans, und zwar zum Teil von Ralum (*Bismarckarchipel*), wo es durch Herrn Prof. DAHL in den neunziger Jahren gesammelt und konserviert wurde. Zum anderen Teil ist es durch einen Missionar nach Europa gebracht und von ihm durch die Stationsleitung erworben worden. Die letzteren, ziemlich zahlreichen Stücke (gegen zwanzig) waren alle unreif, zum Teil höchstens halbwüchsig, und boten daher einige *entwicklungsgeschichtliche* Anhaltspunkte. Insbesondere zeigten bei den jüngsten die Geschlechtsorgane, vor allem Eileiter- und Nidamentaldrüsen, Zustände, wie sie bei Dibranchiaten kurz nach dem Ausschlüpfen vorübergehen, indem zum Beispiel die Drüsenlamellen bloße *Anlagen* in Form flacher, leistenartiger Erhebungen darstellten (s. Kap. 3). Das ganze Material hatte etwa zwanzig Jahre in Alkohol gelegen, als es in meine Hände kam, und war nicht in idealem Zustande. Doch hat das die Feststellung der gröberen Verhältnisse, die hier in Frage kommen, nicht beeinträchtigen können. Ein Teil der Stücke war bereits durch JATTA zerschnitten worden. Alle gehören zu N. pompilius L.

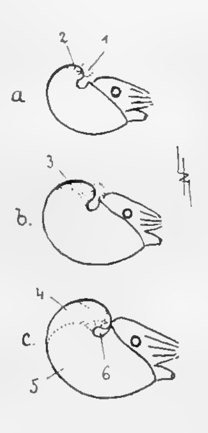
Es ist meine Absicht, die bei Untersuchung dieses Materials gewonnenen Resultate zu einer vollständigen Gesamtdarstellung zu verarbeiten und an anderer Stelle zu veröffentlichen. Im Folgenden sollen besonders diejenigen Formelemente herausgegriffen und hervorgehoben werden, welche Anhaltspunkte für die Bestimmung der typischen Cephalopodenorganisation liefern, indem sie sich mit entsprechenden der Dibranchiaten vergleichen lassen.

Der *Gesamthabitus* des Tieres wird, wie bei allen schalentragenden Mollusken, wesentlich bestimmt durch das *Gehäuse*, dessen allgemeine Charaktere hinreichend bekannt sind. Es differiert bei den lebenden *Nautilusarten*, auf deren Unterscheidung wir hier sonst verzichten können, vor allem darin, daß es weit-, eng- oder ungenabelt sein kann, das heißt, daß die letzte Windung bei den reifen Tieren die vorigen entweder vollkommen einhüllt (N. pompilius), oder jederseits die Gegend der Windungsachse an denselben freiläßt (N. macromphalus und N. umbilicatus). Das letztere Verhalten ist unbedingt das primäre oder typische, denn es findet sich auch bei N. pompilius im Jugendzustande. Bei den frühesten Schalenpartien ist die Aufwindung sogar noch loser und die innerste Windung überhaupt evolut (Textfig. 9).

Die *jüngsten Stadien* von Nautilus besitzen also eine *hornartig gekrümmte* Schale, was für die Anknüpfung an die Fossilen (Gyroceras, Cyrtoceras und Orthoceras) wichtig ist (Textfig. 8).

Natürlich kommunizieren unter diesen Umständen die Näbel von rechts und links median durch einen feinen, in der Windungsachse liegenden Porus, dessen mittlerer Teil auch dann erhalten bleibt, wenn die Mündungen später verschlossen werden. — Umsonst sucht man bei den *Nautilus-Schalen* eine typische *Embryonalkammer* im Zentrum, und da auch bei den gestreckten fossilen Nautiliden eine solche bei allen größeren Stücken fehlte, so sah man darin lange einen spezifischen Charakter der Nautiloidea und Gegensatz zu den Ammonoidea. Doch wurde eine typische Embryonalkammer bei juvenilen Orthoceratiden durch BRANCO (1879), CLARKE (1893) und POCTA (1902) nachgewiesen, während für Nautilus eine spätere Zerstörung oder ein Verlust derselben angenommen wird (BROILI-ZITTEL, p. 495). Diese Annahme schien mir zuerst völlig berechtigt. Da nämlich (im Gegensatz zu den meisten Ammoniten) der Schalenkern eine geringere Aufkrümmung zeigt als die folgenden

Teile, so müßte der Schalenrand bei Vollendung der ersten Windung gegen eine normal ausgebildete Embryonalkammer, beziehungsweise gegen die Stelle, wo dieselbe vorausgesetzt wird, anstoßen, und das Tier wäre gezwungen, falls es in der Weise, wie dies faktisch geschieht, weiterwachsen will, dieselbe wegzuräumen. Darauf könnte sich dann die zweite Windung an die erste Querscheidewand der Schale anschmiegen, die nun den hinteren Abschluß des Gehäuses darstellen würde. Der Sipho müßte sich dabei aus dem Bereich der Embryonalkammer zurückziehen und (wie dies bei Orthoceren geschah) einen sekundären Verschluß des Siphonalkanals erzeugen, was an der Stelle der Öffnung in der ersten Querscheidewand leicht geschehen könnte. Man findet an dieser Stelle wirklich stets eine deutliche lineare Vertiefung auf der Außenseite der Schale, die durch HYATT (1893) als »Narbe» des Ansatzes der Embryonalkammer gedeutet wurde. (BROILI-ZITTEL, Figur 1075, p. 495.) Eine neuerliche Untersuchung hat mich zu andrer Auffassung geführt: die »Narbe«, die sich auch bei vielen



Textfigur 8.

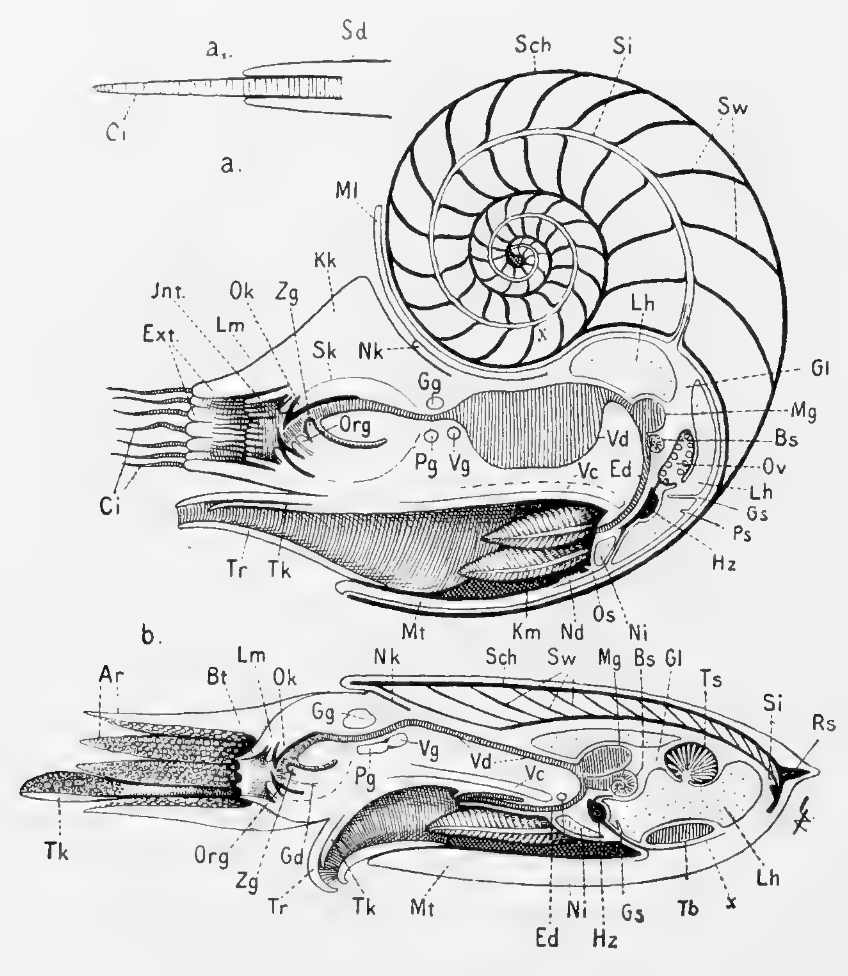
Drei Jugendstadien von Nautilus (hypothetisch) $^{1}/_{1}$ natürl. Größe. Es sind einfach Schalenkerne eines älteren Gehäuses in drei Größen isoliert dargestellt, der Weichkörper des darin anzunehmenden jungen Tieres oder Embryos ist nur angedeutet. Die Nautili verlassen wohl die Eischalen erst mit 7 Luftkammern, die 8. ist stets deutlich kleiner als die vorige, ähnlich wie bei den jungen Sepien (s. dort). Die aufeinanderfolgenden Stadien sind mit einer, zwei und drei Luftkammern versehen. Spätestens nach Bildung der dritten Luftkammer muß der dorsale Schalenrand die Stelle erreichen, wo die (punktiert angedeutete) Embryonalkammer angenommen wurde, und dieselbe müßte, um dem zweiten Umgang zu erlauben, sich an den ersten anzulegen, irgendwie entfernt werden. — Man stelle fest, daß die erste Windung evolut ist, Cyrtoceras-artig, die zweite legt sich tangierend an die erste an, die späteren Stadien zeigen zunehmend involuten Charakter. 1 hypothetisch ergänzte Embryonalkammer, 2 erste, 3 zweite, 4 dritte Luftkammer, 5 Wohnkammer, 6 die zentrale Durchbrechung des Nautilusgehäuses, die sich aus dem anfänglich evoluten Zustand ergibt und die Stelle der Windungsachse einnimmt.

fossilen Nautiliden nachweisen läßt, bezeichnet einfach den Bildungskern der Schale, die Stelle der allerersten, später konzentrisch zuwachsenden Anlage, und die erste bei Nautilus erhaltene Kammer ist die freilich leicht modifizierte Embryonalkammer. Sie ist nicht blasig aufgetrieben, sondern flach schüsselförmig, wodurch die oben angedeutete Notwendigkeit ihrer sekundären Entfernung (Textfigur 8) eliminiert wird. In ähnlicher Weise verhielten sich auch andere (fossile) Nautiliden.*)

Die Bildung der Querscheidewände oder »Schalensepten« ist als eine Modifikation des Dickenwachstums anderer Molluskenschalen aufzufassen. Die Septen gehören also zum Hypostracum (p. 52) und gehen daher direkt in die Verdickungsschichten der distal von ihnen gelegenen Schalenteile über; ebenso sind die Siphonalduten wieder Derivate der Scheidewände, und wenigstens die beiden zuerst gebildeten Duten stellen blinde Aussackungen der Septen dar, welche den Sipho bis zum Ende einhüllen. Doch sind bei Nautilus, wie bei vielen fossilen Formen (mit Ausnahme der

*) Seit ich obige Figur entwarf, sind mir Jugendschalen fossiler Nautiliden (Cyrtoceras, Gyroceras, Trochoceras, Nautilus, Lituites) bekannt geworden, welche tatsächlich die für den recenten Nautilus angenommenen Verhältnisse zeigen. (Keine blasige Anfangskammer; Siphonalanfang dicht am Apex; relativ gestreckterer Anfangsteil des Gehäuses.) Andre Nautiloidea weichen davon stark ab, was ich u. a. systematisch auszuwerten beabsichtige.

völlig soliden ersten Dute) nur die den Septen zunächst liegenden Teile der Siphonalduten solid verkalkt (»Kalkduten«); die bis zur nächsten Scheidewand reichenden Teile (»Chitinduten«) sind zwar noch kräftig entwickelt, aber rein chitinös und von einer nur schwach verkalkten lockeren Schicht (»Hülle«) umgeben.*)

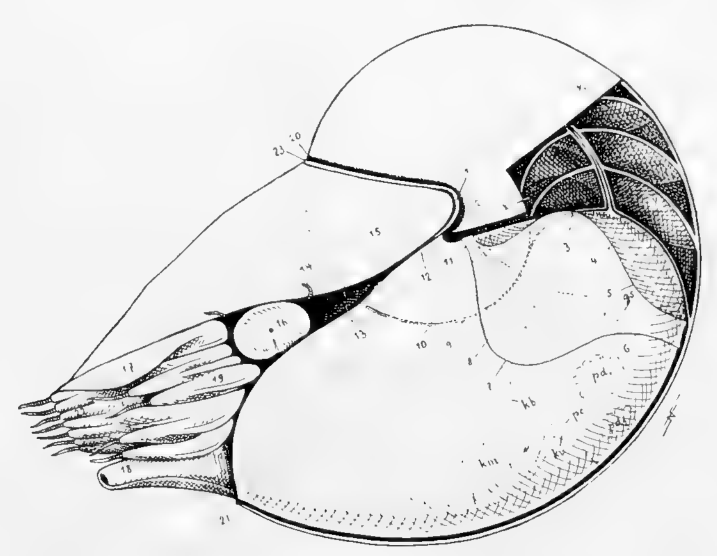


Textfigur 9.

Schematische Medianschnitte durch Nautilus (a) und Sepia (b) zur Wegleitung für den Vergleich der Tetrabranchiaten- und Dibranchiaten-Organisation. Lm Lippenmembranen (Außenlippe und Innenlippe); Ok Oberkiefer; Zg Zunge; Kk Kopfkappe; Nk Nackenscheibe; Ml dorsaler Mantellappen; Sch Schale; Si Sipho; Sw Scheidewände der Luftkammern; Gd Giftdrüse (Ausmündung); Gg Gehirnganglion; Pg Pedalganglion; Vg sog. „Visceralganglion“ bzw. Pleuralganglion; Vd Vorderdarm; Vc Vena cava; Ed Enddarm; Mg Magen; Bs Blindsack; Ov Ovarium; Lh Leibeshöhle (Cölom); Gs Genitalseptum; Ps Pericardialseptum; Hz Herz; Ni Niere; Km Kieme; Mt Mantel; Int Scheiden des inneren, Ext Scheiden des äußeren Armkranzes; Ci Cirren; Ar Kopfarme; Tk Tentakelkeule; Bt Buccaltrichter; Tb Tintenbeutel; Ts Hode; Rs Rostrum; Os „Osphradium“; Nd Nidamentaldrüse; Org Subradularorgan; Gl Gastrogenitalligament.

*) Eine ausführliche Darstellung des Schalenbaues und der Schalenentwicklung von Nautilus wird man in einer synthetischen Arbeit über „fossile Cephalopoden“ finden, welche ich in nächster Zeit zu veröffentlichen gedenke. An dieser Stelle würden weitere Einzelheiten nur akzessorische Bedeutung haben und vom eigentlichen Gegenstand des Werkes ablenken.

Der sackförmige Hinterkörper oder »Mantelsack« des Tieres steckt in der »Wohnkammer«, welche er in der Weise ausfüllt, daß der ventrale und seitliche Mantelrand dem freien Schalenrand von innen anliegt; der dorsale Mantelrand bedeckt beim ausgestreckten, lebenden Tier die von der »schwarzen Substanz« überzogene Partie über der Schalenöffnung, welche morphologisch nichts anderes darstellt, als die dorsale Wand des Schalenganges, die sich der älteren Schalenwindung angeschmiegt hat. Die obere Grenze der schwarzen Zone entspricht demnach dem hier unfreien, dorsalen Schalenrand. (Man vergleiche die ähnlichen Verhältnisse bei Schnecken, zum Beispiel Helix pomatia.)



Textfigur 10.

Nautilus pompilius, Seitenansicht. Die Schale ist soweit aufgebrochen, daß der Weichkörper freigelegt erscheint, und außerdem sind die letztgebildeten Kammern bis zur Medianebene abgetragen. Man erkennt den Fleisch- und Schalensipho. y Unter-, x Oberseite des vorletzten Septums. Das letzte Septum ist noch dünn und unfertig. 1 freier dorsaler Mantelrand, 2 hintere Grenze des Annulus (Lobenlinie), den Ansatz des letzten Septums an die Schalenwand begleitend, 3 Laterallobus der Linie, 5 Sattel, 4 hintere Wand des Eingeweidesackes, dem letzten Septum anliegend, gs Ursprung des Genitalseptums, 6 Vorderrand des Annulus, 7 Vorderrand der Ansatzfläche des Kopffußretractors (8), 9 dorsomediale Begrenzung des Mantelsackes, eingedrückt durch die älteren Schalenwindungen (10), 11 schmale dorsale Partie des Annulus, 12 freier Mantelrand, 13 Trichtertasche, 14 Augenfühler, 15 Kopfkappe, 16 Auge, 17 Teil der Kopfkappe, der vom zweiten Armpaar gebildet wird, 18 Trichter, 19 Armfühler, 22 Greifarm, 21 ventraler Schalenrand, 23 dorsaler Mantelrand, 20 Grenze der schwarzen Substanz (dorsaler Schalenrand), pd_1 obere, pd_2 untere Pericardialdrüse, pc vordere Grenze des Pericards und Ursprung des Mantels, kb Kiemenband, kv Kiemenvene, km_1 obere, km_2 untere Kieme. — Die Figur ist maßgebend für die Beurteilung der Beziehungen zwischen Tier und Schale.

In der Wohnkammer ist das Tier festgewachsen, doch nicht auf der ganzen Fläche. Die Verwachsung der Epidermis mit der innersten Schalenschicht beschränkt sich vielmehr auf den Mantelrand und den »Annulus«, eine gürtelförmige Zone hinter dem Ursprung der Mantelfalte, welche oben und unten schmal, in der seitlichen Partie aber nach vorn und hinten mächtig ausgebuchtet ist. (Man kann diese Zone an den leeren Gehäusen häufig deutlich an einer chitinösen Auflagerung erkennen, welche die Adhäsion vermittelte, oder, wo diese entfernt ist, durch den Mangel an Glanz, durch den sie sich

von benachbarten Partien scharf abgrenzt.) In der Seitenzone des Gürtels, speziell in der vorderen Ausbuchtung derselben, findet sich jederseits die Ansatzstelle einer mächtigen Muskelmasse, nämlich des »Kopffußretraktors«. Hinter dem Ansatzgürtel liegt die letzte Scheidewand, an der der Weichkörper adhäriert, sofern nicht eben eine Ablösung zur Erzeugung eines neuen Septums eingetreten ist, und die Grenzlinie entspricht daher ziemlich genau dem Ansatz der Scheidewände an der Innenfläche der Schale, das heißt der letzten »Lobenlinie«. — Man muß aber beachten, daß keinerlei Muskelansätze an derselben liegen, indem der einzige, der des Kopffußretraktors, an den Vorderrand der Gürtelzone stößt und nach hinten nur etwa zur Mitte derselben reicht. Die Lobenlinien der Ammoniten, deren typische (primitive) Formen sich ja an Nautilus noch aufs engste anschließen, haben also nichts mit dem Ansatz von Muskeln zu tun, der dann etwa vervollkommnet würde durch die Komplikation dieser Linien. Dieselben haben vielmehr eine andere und sehr leicht verständliche Bedeutung.

Natürlich hängt die Festigkeit der Schale und damit die Sicherheit der Tiere, sofern diese mechanischen Schäden, z. B. hohem Wasserdruck in größeren Tiefen, ausgesetzt sind*), davon ab, daß die Schale in zweckdienlicher Weise von den eingebauten Septen gestützt werde. Denn, wenn eine Luftkammer eröffnet wird, durch Bruch oder Durchbohrung der Wand, so dürfte bei der ganzen Konstitution des Tieres ein fortgesetztes Eindringen von zerstörenden Faktoren, kleinen Organismen, und vor allem Bakterien nicht mehr zu vermeiden sein, abgesehen von der statischen Verschiebung, und das Tier wäre damit rettungslos verloren.

Nun stützen zwar die Septen, auch bei einfacherem Ansatz, die Schalenwand sehr erfolgreich, aber doch nicht gleichmäßig. Denn die zwischen den Ansatzlinien liegenden Teile sind auf ihre eigene Kraft angewiesen. Wenn sich aber die Ansatzlinie kompliziert, wellt, kräuselt und verästelt, so wird die Stützung durch die Septen auf eine größere Zone verteilt und schließlich völlig gleichmäßig. Außerdem nimmt damit die Elastizität der Septen zu. Es hat nun jede beliebige Stelle dieselbe vermehrte Aussicht, Stößen zu widerstehen, wodurch das Problem gelöst wird, einen möglichst großen Effekt mit einem Minimum von Material zu erzielen. — Es wäre ja eine Verstärkung des lufthaltigen Gehäuses auch durch Vermehrung der Septen oder Wandverdickung möglich, aber selbstredend würde dies auch eine Vermehrung an Material und außerdem eine Beschwerung des statischen Apparates bedeuten, die wieder kompensiert werden müßte (vergl. die Abschnitte über die Sepiaschalen in Kap. 27).

Wie aus dem Vorstehenden deutlich wird, ist die Mantelfalte zwar größtenteils frei und kann sich, auf der Schalenfläche gleitend, zusammenziehen und ausdehnen, doch wird sie ohne äußeren Eingriff nie die normale Adhäsion mit derselben aufgeben können. Vielmehr ist anzunehmen, daß beim unverletzten Tier der Mantel dauernd der Schale dicht anliegt (adhäriert), so daß kein Zwischenraum der Ansiedlung von kleinen Feinden und Schädlingen Gelegenheit bietet. Die äußere Mantelfläche, das »Schalenepithel«, hat ja auch für das Dickenwachstum der Schale mit zu sorgen (p. 52).

---

*) Alle Schalen von Nautilus zeigen mehr oder weniger umfangreiche Regenerate, welche auf Verletzungen der Wohnkammer zurückgehen. Sie deuten auf litorale Lebensweise!

Betrachten wir nun den frei vorragenden Teil des Weichkörpers, den »Kopffuß«! An demselben tritt uns auf der Seitenansicht als mächtiges Gebilde das Auge entgegen, zunächst dessen Seitenfläche, eine ovale, unterhalb leicht eingekerbte Scheibe mit vorstehender Randkante. In der Mitte findet sich das »Sehloch«, eine bald engere, bald weitere, augenscheinlich kontraktile Öffnung, durch welche die Augenkammer mit dem Meerwasser in Verbindung steht. Vom Sehloch zur Randkerbe führt eine Rinne (Wimperrinne), die vielleicht der Entfernung von Schleim und Fremdkörpern aus ihrem Bereich zu dienen hat. Diese Scheibe krönt einen auf ziemlich verschmälertem Stiele (Kap. 2) stehenden Augapfel, welcher in eine Art Augengrube, gebildet von Teilen des Armapparates, eingesenkt erscheint, in der Weise, daß von Armbasen und Auge nach außen eine mehr oder weniger gleichmäßige Fläche auf dem Niveau des Schalenrandes gebildet wird. Nach hinten und unten wird die Augengrube durch die Trichtertasche begrenzt, welche in den Textfig. 7 u. 10 durch den Schalenrand nahezu völlig bedeckt ist. Unter dem Auge liegt das »Riechorgan«, äußerlich hervortretend durch einen kurzen fühlerartigen Fortsatz, an dem die Mündungen zweier tiefer Gruben liegen. Die eine, kleinere und einfacher gestaltete, öffnet sich am Grunde des Fortsatzes, an dessen Dorsalseite. Die zweite, tiefere, öffnet sich auf dem Fortsatz selbst, durchbohrt diesen bis zur Spitze und dringt anderseits in die Tiefe des Kopfes hinein bis gegen die Statocyste hin; sie ist von einem Sinnesepithel ausgekleidet. Ob dieses komplizierte Gebilde ganz oder nur teilweise dem gleich benannten einfachen der Dibranchiaten homolog ist, könnte nur die Entwicklungsgeschichte lehren. Vielleicht hat es auch genetische Beziehungen zur Statocyste. Vor, unter und über dem Auge sitzen die Teile des Armapparates. Alle Armorgane sind nach demselben Schema gebaut; sie bestehen nämlich aus einem proximalen Abschnitt, der Scheide, und einem distalen, dem Cirrus (Textfig. 11, p. 63). Dieser ist ein fein geringelter, beweglicher Fortsatz, ähnlich wie ein Regenwurm, der mit dem einen Ende in der Tiefe der Scheide festgewachsen ist, während das andere mehr oder weniger vorragt. Die Scheide ist morphologisch nichts anderes als der differenzierte Armgrund, der als schützende Falte oder Vorhaut über dem verletzlichen Distalteil vorgewachsen ist. Der Cirrus kann enorm verlängert und verkürzt werden, sodaß er bald bis auf die äußerste Spitze in die Scheide zurückgezogen wird, bald mit dem größeren Teil seiner Länge daraus hervorragt.

Die Differenzierung des Armgrundes zu derartigen Scheiden ist für Nautilus spezifisch; die Dibranchiaten zeigen keine Spur davon, und es ist daher anzunehmen, daß sie auch den gemeinsamen Vorfahren noch fehlte (Kap. 1). Sie erschweren außerordentlich die morphologische Orientierung am Armapparat, da sie untereinander zu größeren und kleineren Komplexen verwachsen, wobei nur die distalen Enden mit der Cirrusöffnung frei bleiben, und der Ursprung des Cirrus und damit der eigentliche Armgrund verhüllt wird. Immerhin ist mit einiger Deutlichkeit folgendes zu erkennen (Textfig. 12 auf p. 65).

Es stehen zwei besonders kurze Armorgane, die »Augenfühler«, mit kurzen Scheiden jederseits über dem Auge, vor und hinter demselben; ferner jederseits 4 Organe, die »Armfühler«, vor und unterhalb des Auges und außerhalb der Reihe der übrigen, hinter diesen merklich zurückstehend. Diese 6 Armpaare sind in ihrem feinen Bau, speziell dem des Cirrus, von den anderen verschieden,

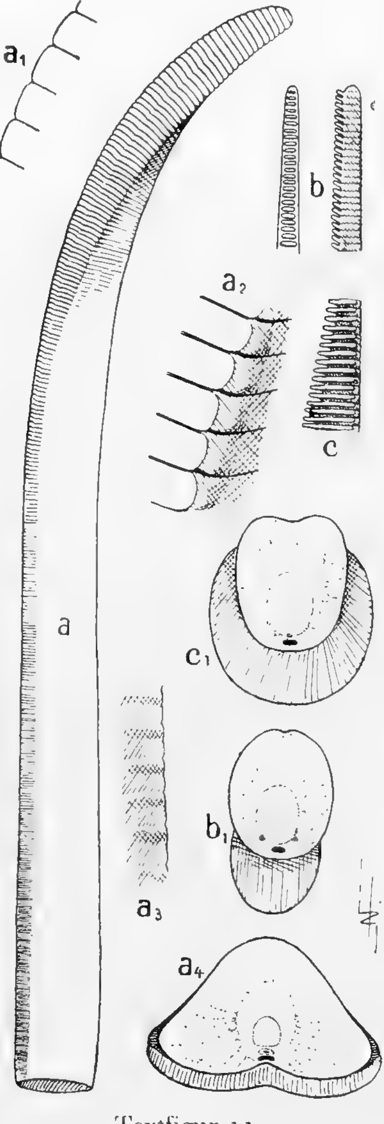
zum Greifen ungeeignet und wohl hauptsächlich sensorischer Natur. Ich bezeichne sie als »Fühlerarme«. Jederseits 15 besonders kräftige Armorgane, die »Fangarme«, stehen um den Mund herum in kranzartiger Anordnung. Ihre Basen bilden nicht einen einfachen Kreis, sondern eine Zickzackreihe, sodaß man eine innere und äußere Zeile an diesem äußeren oder Hauptarmkranz unterscheiden kann. (In der schematischen Textfigur 12 habe ich diese Anordnung vereinfacht und die Zahl der Organe willkürlich auf 6 verringert.) Innerhalb des »äußeren Armkranzes« steht ein »innerer« im engeren Umkreis des Mundes. Seine Organe, die »Mundarme«, sind kleiner und zahlreicher (beim ♀ bis zu 32 auf einer Seite), und ihre Scheiden sind zu drei muskulösen Lappen vereinigt, zwei seitlichen und einem ventralen. Der letztere ist beim ♂ rudimentär, bezw. zum van der Hoevenschen Organ (Textfig. 12, b) umgebildet. Die ventralen Teile der Seitenlappen (je 4 Cirren) sind beim reifen ♂ abgelöst (Textfig. 12, b) und stark abgeändert. Sie müssen als Begattungsorgane aufgefaßt werden (»Spadix« und »Antispadix«). Von den Armscheiden des äußeren Kranzes sind die beiden mediodorsalen außerordentlich vergrößert, zeigen eine derbe, warzige Haut und greifen nach hinten bis zum dorsalen Mantellappen, dem sie sich in breiter Fläche anschmiegen. Ihnen schließt sich im vorderen Teil auch das 2. Armscheidenpaar an (Textfig. 7, 10) das z. T. eine ebensolche Oberfläche zeigt und auf diese Art mithilft, eine eigentümliche Schutzvorrichtung zu bilden, die «Kopfkappe«, welche imstande ist, nach Art des Schneckendeckels, beim Zurückziehen des Weichkörpers in die Schale deren Mündung zu verschließen. (Bei Ammoniten dürften die »Aptychen« eine Verstärkung dieser Kopfkappe zur Aufgabe gehabt haben.) Beim ruhigen Schwimmen (Textfig. 7) schützt die Kopfkappe das Tier wenigstens von oben her. Wenn nun der dorsale Mantellappen sich etwa zusammenzieht, was bei der Konservierung leicht vorkommt, so kann ein direkter Kontakt der Kopfkappe (d. h. der Dorsalarme) mit der Schale, speziell der schwarzen Substanz (s. oben p. 59), zustandekommen, was aber keines wegs beweist, daß diese Schalenschicht durch die Arme erzeugt werde.*) (Vergl. Textfig. 9.)

Natürlich erzeugt das Schalenepithel, d. h. die äußere Bekleidung des Mantelsackes, die ganze Schale, und deren Weiterwachstum ist, wie bei allen typischen Mollusken, ein Randwachstum, das durch den freien Mantelrand, d. h. die peripheren Teile des Schalenepithels vermittelt wird. Die schwarze Substanz, als die dorsale unfreie Partie des Schalenrandes, wird durch den dorsalen Mantellappen gebildet.

Alle Armscheiden des äußeren Kranzes, mit Einschluß der Kopfkappe, sind am Grunde zu einer rings den Kopf einhüllenden »Kopfscheide« (Textfig. 12) verwachsen, innerhalb deren sie zickzackartig zweizeilig angeordnet sind. Die Organe der äußeren Zeile und die Scheiden der sich anschließenden »Armfühler« (Textfig. 7) treten aber auch hier, durch Furchen getrennt, äußerlich hervor und werden am Hinterende sozusagen ellbogenartig auswärts gestemmt, wobei sie die schützende Begrenzung der oben genannten Augengruben bilden. — Bei den Weibchen ist eine Stelle der Kopfscheide, medio-

*) G. STEINMANN (1890) behauptet dieses ohne jeden Beweis; ebenso gibt er an, die Argonautaschale werde zuerst vom Mantel angelegt und erst später von den Armen weitergebildet und versucht durch solche unverantwortliche Angaben, die er wie tatsächliche Beobachtungen formuliert, seine abstruse Ansicht über die Herkunft der Argonauta von Tetrabranchiaten [Ammoniten] zu stützen. (Vergleiche Kap. 52.)

ventral auf der Innenseite gelegen, für die Aufnahme der Spermatophore bei der Begattung differenziert. Sie zeigt eine faltige Oberfläche von drüsigem Charakter (Textfig. 12). In beiden Geschlechtern hat daher der Armkranz wichtige Geschlechtsfunktionen, insbesondere bei der Begattung, die in ähnlicher Weise wie bei Sepia und vielen anderen Decapoden, d. h. unter Verschlingung der gegenüberstehenden Armapparate — Mund gegen Mund — stattfinden muß.



Armcirren von Nautilus pompilius. a) Cirrus des äußeren Armkranzes (Greifarm) $^8/_3$ natürl. Größe. a_1 Profilstück davon stärker vergrößert; a_2 Übergang der Innen- und Außenfläche, ebenso; a_3 Profilstück von der proximalen Partie, ebenso; a_4 Querschnitt des Distalteils, ebenso; b) Fühlercirrus, Innen- und Seitenansicht, kammartig, $^8/_3$ natürliche Größe; b_1 Querschnitt; c) Augencirrus (Spitze), $^8/_3$ natürliche Größe; c_1 Querschnitt. — Auf den Querschnitten unterscheide man Arm und Adhäsionskissen, am ersteren den ovalen Querschnitt des Nervs, darunter die Arterie, darunter (schwarz) die Vene. Man achte besonders auf die verschiedene Form der Adhäsionspolster!

Textfigur 11.

Die Cirren des äußeren Armkranzes zeigen die typische Bildung. Der basale Teil, stets in der Scheide steckend, ist nahezu stielrund, geht aber allmählich in den vorstreckbaren über, der eine mehr oder weniger platte, dem Mund zugekehrte pigmentlose Innenfläche und eine gerundete, braun pigmentierte Außenseite zeigt. Der ganzen Länge nach ist der Cirrus fein gerillt und zwar rundum, nur ganz am Grunde wird diese Oberflächenskulptur undeutlich. Am proximalen Teil folgen sich die Rillen außerordentlich dicht und sind rings noch ziemlich gleichmäßig ausgeprägt; weiterhin werden sie

immer breiter und nehmen auf der Innenseite des Cirrus die spezifische Struktur an, welche ihnen das Ergreifen der Beute ermöglicht. Die Einschnitte werden hier nämlich wesentlich tiefer, und die Oberfläche der dicht aneinander schließenden erhabenen Leisten ist abgeplattet. Im Inneren aber besitzen die prominenten Teile eine spezifische Muskulatur, die von der flachen Adhäsionsfläche zur muskulösen, rigiden Armachse führt und aus jeder einzelnen Querleiste einen freilich unvollkommenen Saugnapf oder ein »Adhäsionspolster« macht. Da die Zahl der Leisten sehr groß ist (man kann etwa 50 auf den vorragenden Cirrusteil rechnen, und 50 Cirren stehen im äußeren Kranz), so dürften sie zusammen doch eine beträchtliche Wirkung ausüben. Außerdem sehe ich an den größten und bestfixierten Stücken stets eine mediane Rinne längs über den distalen Teil der Haftfläche der Cirren laufen; da nun die einzelnen Kissen dicht aneinander schließen und durch Schleim verbunden sind, kann auch der Cirrus als Ganzes wie ein Saugnapf funktionieren und die Haftwirkung verstärken.

Die Muskulatur der Cirren selbst, insbesondere die des wohlabgegrenzten Achsenteils, läßt sich sehr wohl der der Dibranchiatenarme vergleichen, ebenso die nervöse und vaskuläre Versorgung derselben, sowie ihre Anordnung am Kopf. Es ist also kein Zweifel, daß jeder einzelne einem Arm derselben entspricht. Die adhärierenden Querleisten aber sind den Saugnäpfen homolog, wie sich aus der Entwicklungsgeschichte der letzteren mit aller Deutlichkeit erweisen läßt. (Vergleiche die folgenden Kapitel sowie Band 2.)

Die Hauptfunktion der Cirren des äußeren Kranzes, der »Fangarme«, dürfte das Ergreifen der Beute sein, die weiterhin den »Mundarmen« übergeben wird. Als solche scheinen vor allem Fische in Betracht zu kommen: die Kröpfe aller von mir geöffneten Exemplare waren gestopft voll sardinenartiger Fischreste, z. T. in groben Brocken. Ob das Tier behend genug ist, um solche Fische zu erjagen, ob nur langsame Arten in Betracht kommen oder tote Tiere, kann ich nicht sicher entscheiden. Nautilus wird aber mit toten Fischen geködert und in Reusen gefangen, sodaß die erhältlichen Exemplare wohl alle eine derartige Henkersmahlzeit hinter sich haben, und ihr Mageninhalt nicht viel über die normale Ernährungsweise aussagen kann. Ich halte es für wahrscheinlich, daß N. auf dem Grund allerhand kleineres Getier aufsucht, das mit Hilfe der Cirren aus seinen Schlupfwinkeln herausgeholt wird; dazu dürfte auch die sicher nicht allzu große Greiffähigkeit der Arme ausreichen. Doch haben dieselben außerdem die Fähigkeit zu kriechender Bewegung. Wie WILLEY beobachtet hat, haftet das Tier mittels der Cirren fest an glatten Flächen. (LANG-HESCHELER p. 182)

Die Mundarme sind im wesentlichen und soweit sie nicht für die Geschlechtsfunktionen oder sonst (van der Hoevens Organ, Textfig. 12) sekundär abgeändert werden, den Greifarmen des äußeren Kranzes gleichgebaut und demnach Adhäsionsorgane. Dagegen unterscheiden sich von ihnen wesentlich die als Fühlerarme bezeichneten Teile, speziell im Bau ihrer Cirren. An den »Augenfühlern« ist eine Bewimperung nachgewiesen, welche den anderen fehlen soll (?). Speziell aber sind ihre Adhäsionskissen abgeändert: sie greifen als sichelförmige Blättchen seitlich um den Cirrus herum, sodaß nur die auswärts gekehrte Seite davon frei bleibt (Textfig. 11, c u. c_1) und stehen auf ihrer größten Breite auffallend stark vom Cirrus ab, sodaß das Seitenprofil kammartig wird (c). Außerdem sind die Augenfühler besonders kurz und verjüngen sich gegen das Ende hin rascher als die anderen Cirren.

Sie dürften außer sensorischen Funktionen die Reinhaltung der Augengrube zu besorgen haben. Die 4 »Armfühler« (p. 62) sind ebenfalls so gebaut, daß man an Greiffunktion nicht denken kann. Ihre Adhäsionskissen nehmen nicht einmal die volle Cirrusbreite ein, doch stehen sie ebenfalls auffallend stark am Arme ab, sodaß für sie das Bild des Kammes noch besser anwendbar ist (Textfig. 11 b). Als umgebildete Armorgane (Cirren) sind auch die Lamellen des lamellösen Organes (Textfig. 12 a, N : 7) aufzufassen, deren Form manchmal Übergänge zu den benachbarten Cirren des inneren Armkranzes zeigt.

Die Mundarme umstellen in geringer Distanz die Mundöffnung, welche begrenzt wird durch eine weite Ringfalte oder »Außenlippe« mit ziemlich dünnen Rändern, ebenso wie bei den Dibranchiaten. Wie dort ragt aus ihr gewöhnlich eine zweite Ringfalte, die »Innenlippe« heraus, welche einen verdickten, mit Papillen besetzten Rand aufweist. Die Außenlippe entspricht der Begrenzung der embryonalen, primären Mundöffnung*), während die Innenlippe genetisch bereits dem Inneren des Stomodäums, und zwar dem vordersten Abschnitt der Mundhöhle entstammt und angehört. Meist deckt die innere Lippe nur unvollständig die Beißkanten der Kiefer zu, und aus dem geöffneten

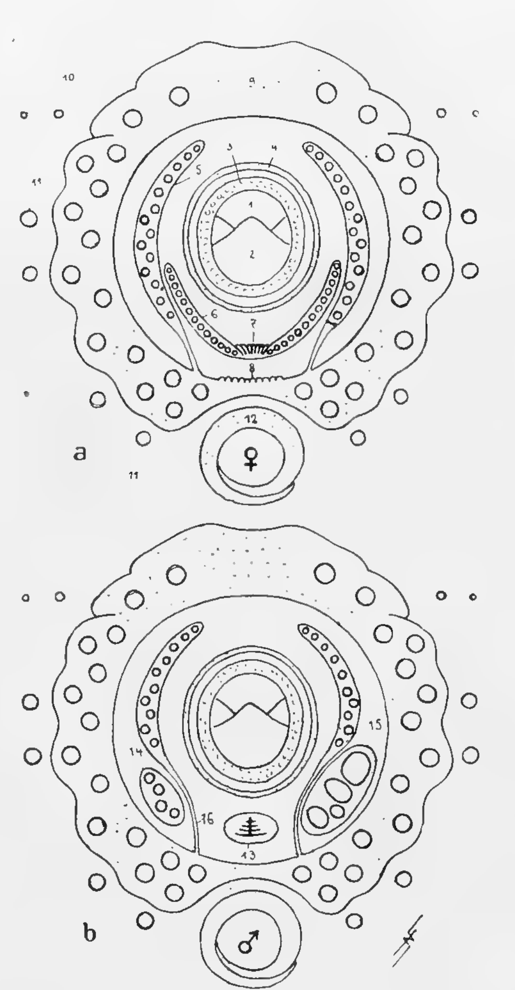


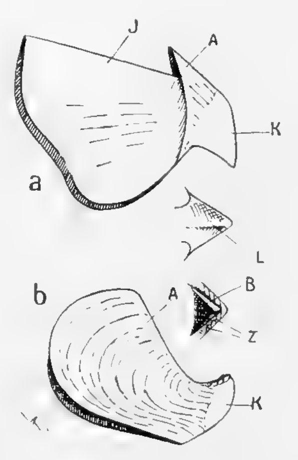
Diagramme des Mundfeldes und Armapparates von Nautilus pompilius. Oben Weibchen, unten Männchen. 1 Oberkiefer, 2 Unterkiefer, 3 Innenlippe, 4 Außenlippe, 5 lateraler Lappen, 6 medioventraler Lappen des inneren Armkranzes, 7 lamellöses Organ, 8 Empfängnisstelle für die Spermatophore, 9 Kopfschild, seitlich übergehend in die übrige Kopfscheide, d. h. das Verschmelzungsprodukt aller Scheiden der 30 Fangarme, 10 Augenfühler, 11 Armfühler, 12 Trichterrohr, 13 van der Hoevens Organ, 14 Antispadix, 15 Spadix.

Textfigur 12.

*) In der Entwicklung der Dibranchiaten leicht zu beobachten!

Schnabel kann wieder der auf dem Grunde der Mundhöhle gelegene Zungenfortsatz mit der Radula hervorgestreckt werden, sodaß alle diese Teile des Cephalopodenkörpers einigermaßen als äußere aufgefaßt werden können, wenn das auch nicht der eigentliche Grund ihrer Behandlung an dieser Stelle ist. Sie verdanken diese vielmehr ihrer praktisch-systematischen Bedeutung.

Alle diese Verhältnisse werden zusammenfassend dargestellt in der diagrammatischen Textfigur auf p. 65.



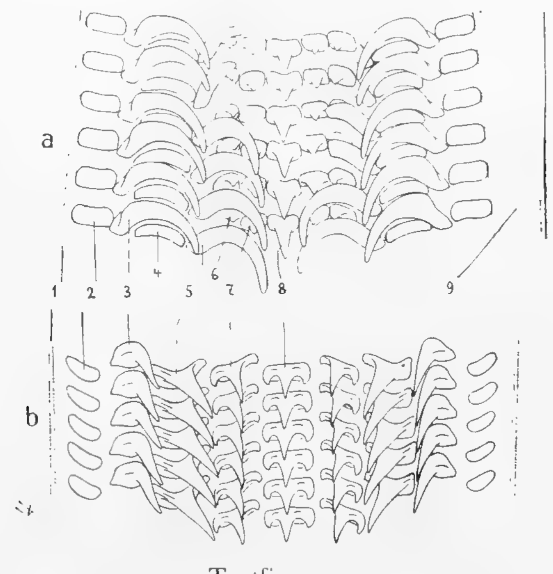
Kiefer vom Nautilus pompilius in nat. Gr., a) Oberkiefer mit Innenplatte I, Außenplatte A, Beißkante K, Gaumenleiste L. b) Unterkiefer (ebenso). Man beachte die Zähnelung (Z) längs der Beißkante (B). Die Hauptfiguren von der Seite, die Nebenfiguren von innen.

Textfigur 13.

Die Kiefer (Textfig. 13) sind nichts anderes als mächtige Kutikularbildungen, welche sich auf zwei hinter der Innenlippe liegenden muskulösen Fortsätzen des Mundhöhleneingangs entwickeln. Dieselben sind in der Weise angeordnet, daß der untere den oberen vorn und seitlich überragt, sodaß sie beim Zubeißen scherenartig übereinander greifen. An jedem Kiefer kann man eine Außenplatte (A) und eine Innenplatte (I) unterscheiden, welche in der winkelförmig vorgezogenen Beißkante (K) zusammenstoßen. Im halbgeöffneten Zustand sieht das ganze Gebilde einem umgekehrten Papageischnabel ähnlich. Bei Nautilus sind beide Kiefer an der Spitze und den Beißkanten von einer kalkigen weißen Substanz überzogen, welche beim Unterkiefer eine Art Zähnelung aufweist. Sonst bestehen sie aus chitinartigem Material. Beim Oberkiefer ist die Innenplatte stets, und so auch bei N., viel mächtiger als die äußere entwickelt und ragt weit darüber hinaus; beim Unterkiefer besteht das umgekehrte Verhältnis, besonders ausgeprägt bei N., wo die Innenplatte in der Seitenansicht völlig bedeckt ist.

Die Radula besteht, wie bei anderen Mollusken, aus einer bandförmigen, biegsamen »Hauptplatte«, die mit dichten Querreihen von chitinigen Zähnchen besetzt ist. Sie steckt mit dem Hinterende in der Radulatasche (p. 58, Fig. 9 Zg) und wird dort samt Zähnen dauernd weiter gebaut und vorgeschoben. Das Vorderende legt sich über den Zungenfortsatz zurück, wobei die nach hinten gerichteten Zähne zu einer derben Bürste auseinander gespreizt werden. Die Festigkeit dieses Teiles wird erhöht durch die »Seitenplatten«, welche den Zungenfortsatz von links und rechts bedecken und sich an die Hauptplatte ansetzen. Da das Tier dauernd wächst, vergrößern sich auch die im voraus gebildeten Radulaelemente sukzessiv, und die Radula verbreitert sich von vorn nach hinten umso rascher, je weniger die Radula vorn abgebraucht wird und je intensiver das allgemeine Wachstum ist.

Der Aufbau der Zahnreihen ist dem bei typischen Dibranchiaten recht ähnlich. Wir finden jederseits eine Randreihe von flachen quergestellten Plattenzähnen oder »Marginalplättchen« ohne deutliche Spitzen, darauf eine Reihe langer, pfriemenartiger, gebogener »äußerer Bürstenzähne«. Darauf folgt je eine intercalare Reihe von querverlängerten Plattenzähnen (Intercalarplättchen), von den ersteren überdeckt und ohne eigene Funktionsmöglichkeit — wohl nur zur Stütze der Basis dienend. (Diese Reihe fehlt den Dibranchiaten stets.) Dann folgt je eine Reihe von »inneren Bürstenzähnen« und weiter Reihen von kleinen, kurzen Raspelzähnen, eine paramediale und eine



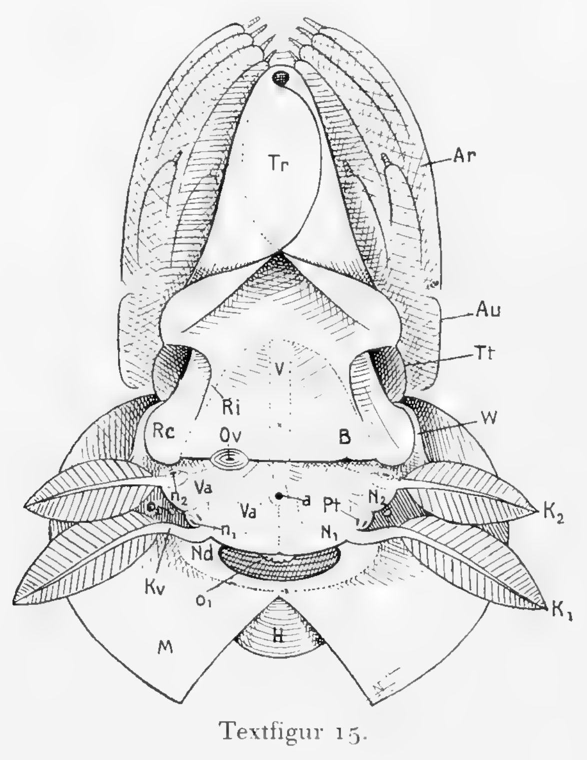
Textfigur 14.

Radulastücke von Nautilus pompilius (a) und Loligo Forbesi (b). (a : 6½-, b : 9mal vergrößert). Flach ausgebreitet. 1 Rand der Hauptplatte; 2 Marginalplättchen; 3 äußerer Bürstenzahn; 4 Intercalarplättchen; 5 innere Bürstenzähne; 6 paramediale, 7 submediale, 8 mediale Raspelzähne; 9 Seitenplatte. — Die Figur erlaubt einen allgemeinen Vergleich der Tetrabranchiaten- und Dibranchiatenradula. — Bei Nautilus ist ein in Gebrauch befindlicher Teil, bei Loligo ein ungebrauchter dargestellt. Nur die zweite unterste Querreihe von Nautilus ist intakt. — Man beachte, daß die Nautilusradula sich sehr rasch (wie auch viele Dibranchiatenradula), die von Loligo sehr langsam verbreitert und daß bei Loligo der Gegensatz zwischen Bürstenzähnen und Raspelzähnen etwas verwischt ist. Sonst zeigt Loligo durchaus die typischen Verhältnisse der Dibranchiaten.

submediale. Endlich eine mediale Reihe von leicht über die vorigen hinausragenden Raspelzähnen. (Bei den Dibranchiaten fehlt eine, wohl die paramediale, Reihe von Raspelzähnen.) Damit bekommen wir für Nautilus 13 Reihen von Zähnen (gegen 9 bei typischen Dibranchiaten). Mit Ausnahme der Plattenzähne zeigen die Zähne außer dem »Grundplättchen«, welches auf der Hauptplatte haftet, einen »Zahnfortsatz« mit Spitzen und von denselben ausgehenden mechanisch wirksamen Kanten. (Vergl. Taf. 14—16)

Der Trichterapparat ist bei Nautilus außerordentlich mächtig ausgebildet, wie er sonst höchstens noch bei einigen pelagisch-nectonischen Formen unter den Dibranchiaten auftritt; dies hängt natürlich mit der Art seiner Funktion zusammen. Das Trichterrohr ist bekanntermaßen aus einem mus-

kulösen Lappen, der hinter den Basen der ventralen Armscheiden entspringt, dütenförmig zusammengelegt und stellt einen geräumigen, nach außen verjüngten Sack dar. Wenn das Wasser aus der Mantelhöhle ausgestoßen wird, schließt sich durch den Druck der ventrale Hinterrand des Rohres gegen den Mantel- und Schalenrand (Textfig. 9, p. 58), hier einen völligen Verschluß erzeugend. Zur Verhinderung des Austrittes von Wasser aus der seitlichen Partie der Mantelspalte schließt sich hier jederseits eine Klappe an das Trichterrohr an, welche nach Art eines Taschenventils den Verschluß der Mantelöffnung vervollständigt. Das ist die Trichtertasche. Der dorsale Abschnitt der Mantelspalte (Textfig. 7) endlich wird geschlossen durch die Nackenscheibe (Nk), einen häutigen Lappen, der nach vorn umgeschlagen ist und sich zwischen den Kopfschild und den dorsalen Mantellappen einschmiegt, an beiden durch Vermittlung glatter Flächen adhärierend. (Homologon des sogen. Nackenknorpels der Decapoden.)



Textfigur 15.

Weichkörper von Nautilus pompilius, aus der Schale genommen, von der Ventralseite. $^2/_3$ natürliche Größe. Der Mantel ist median gespalten und samt dem Analkomplex nach hinten (unten) geschlagen, um das Innere der Mantelhöhle, besonders aber den Analkomplex zu zeigen. M Mantel; K_1, K_2 untere und obere Kiemen; Nd Nidamentaldrüse; O_1 unteres, O_2 oberes „Osphradium"; Kv Kiemenvene; n_1 untere, n_2 obere Nierenöffnung; N_1 untere, N_2 obere Niere; Ve Venenanhänge durch die Nierenwand scheinend; a After; Ov weibliche Öffnung; B Öffnung der birnförmigen Blase; W Wulst, an den sich die Kiemenbänder ansetzen; Rc Kopffußretraktor; Ri Trichterretraktor; V Vena cava; Tr Trichterrohr; Tt Trichtertasche; Au Auge; Ar Armscheiden.

Die Nackenscheibe geht in der Gegend des Nabels der Schale in die Trichtertasche über, an einer Stelle, wo die Mantelhöhle sehr eng und untief ist. Trichtertasche und Trichterrohr stellen zusammen ein sehr umfangreiches, sackartiges Organ dar. Wir vermuten, daß dasselbe wie bei Dibranchiaten imstande ist, sich durch Eigenbewegung mächtig auszudehnen, dabei eine beträchtliche

Wassermenge umfassend, die durch die Spalte zwischen dem Mantelrand und seinen eigenen darunter geschobenen freien Rändern eintreten kann. Indem der ganze Sack sich dann von vorn her zusammenzieht, werden diese Ränder durch den Wasserdruck gegen den Mantel gepreßt, und das umfaßte Wasser wird durch die äußere Öffnung des Trichterrohrs ausgestoßen. Der entstehende Rückstoß liefert die Energie für die Bewegung in entgegengesetzter Richtung zur Öffnung (vergl. Kap. 1).

Für kräftigere Stöße muß aber wohl noch ein anderes Moment hinzukommen: durch Kontraktion der Kopffußretraktoren zieht sich der ganze Vorderkörper um einen gewissen Betrag in die Tiefe der Wohnkammer zurück, wodurch auch der Rauminhalt der hinter der inneren Trichteröffnung gelegenen Mantelhöhle (außer dem des Trichters selbst) verringert wird.

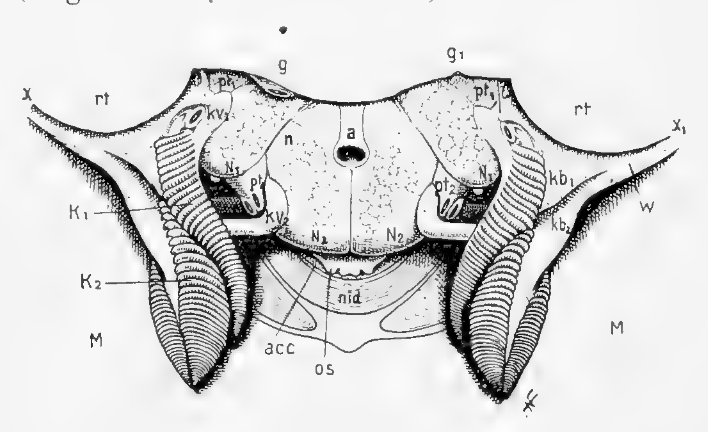
Eine dritte Möglichkeit für die Erzeugung von lokomotorischer Energie kommt erst bei den Dibranchiaten hinzu, nämlich die durch Kontraktion des Mantels, der bei Nautilus ja dünn, häutig ist und auf der Innenseite der Schale anklebt (vergl. Kap. 1). Beim Wasseraufnehmen in den Trichterapparat und die Mantelhöhle kommt noch eine Klappenvorrichtung im Distalteil des Trichterrohrs in Betracht, die Trichterklappen (Textfig. 9 Tk), welche dessen Öffnung verschließt und die Aufnahme des Wassers durch die Mantelspalte regelt.

Morphologisch besonders interessante Verhältnisse zeigt der Grund der Mantelhöhle: während dieselbe dorsal sehr eng und durch die Nackenscheibe verschlossen, seitlich in der Gegend des Nabels noch besonders untief ist, erweitert und vertieft sie sich gegen die ventrale Seite hin mächtig (Textfig. 9 u. 10). Sie ist hier von hinten-unten begrenzt durch eine Fläche, in der wir das Mantelhöhlendach unseres Mollusken-Schemas (p. 52) wiedererkennen. An diese Fläche aber schließt sich in typischer Weise ein Komplex von Organen, der sich als Ganzes gleichsinnig wie der Mantel über den Körper zurückschlägt, sodaß seine Teile ventral und hinten von der tiefsten Stelle der Mantelhöhle zu liegen kommen. Ich habe diese Partie (NAEF 1913, p. 387 u. flgde.) früher als Analkomplex bezeichnet, möchte aber weiterhin den Ausdruck Abdominalkomplex dafür gebrauchen, der hier wohlangebracht und bei den Dibranchiaten für die homologen Teile besser verwendbar ist. Man kann denselben zusammen mit dem Mantel zurückschlagen oder (Textfig. 15) von der tiefsten Mantelspalte an abtrennen und bekommt in diesem Falle das Bild der Textfigur 16 (p. 70). Natürlich ist, was darin quer ausgestreckt erscheint, in Wirklichkeit hufeisenförmig zusammen.

Daß der Abdominalkomplex gleichsinnig wie der Mantel zurückgebogen ist, eine Erscheinung, die ich als Retroflexion (NAEF 1913, p. 86) bezeichnet habe, darf uns gewiß nicht mit GRIFFIN verführen, ihn dem Mantel direkt zuzurechnen und zu sagen, die darin enthaltenen Organe liegen im Mantel. Der letztere ist ein seiner ganzen Struktur nach bestimmt charakterisiertes Gebilde, eine morphologische Einheit für sich, der Analkomplex aber ein äußerst vielfältig zusammengesetzter Körperabschnitt, der nur seiner allgemeinen Lage nach mit dem Mantel übereinstimmt. (Ebensowenig liegen etwa bei Schnecken, Muscheln oder Chitonen Nieren, Kiemenwurzeln u. dergl. im Mantel.)

Die »obere Mantelfurche« verläuft, wie die Textfiguren 15 und 16 zeigen, nicht gerade, sondern weicht jederseits in weitem Bogen aus vor den mächtigen Ansatzstellen der Kopffußretraktoren. Die zwischen dieser liegende Partie der Furche liegt annähernd gerade und grenzt nach vorn und

oben den überhängenden Komplex ab. Die weiter nach unten ausholende, von den Kiemenwurzeln unterbrochene »untere Mantelfurche« trennt den Analkomplex vom Mantel. An dieser Furche wurzeln die Kiemen, und hier empfängt jede Kieme ein zuführendes Gefäß aus dem Abdominalkomplex (Ka), und ein abführendes kehrt dahin zurück (Kv), so daß die Kiemen aufs engste mit demselben verbunden sind. Vom Grunde der Außenseite jeder Kieme aus zieht eine fleischige Falte seitwärts und aufwärts (Textfig. 16) der Mantelfurche entlang. Beide Falten einer Seite vereinigen sich dann und laufen schließlich als flache Leiste auf dem Mantel aus (Textfig. 15 u. 16, W). Diese »Kiemenbänder« verschieben sozusagen mechanisch die Kiemenwurzel etwas nach der Seite hin unter den Ansatz der Kopffußretraktoren. Sie stellen keinen primären Teil der Kiemen dar, wie sich aus der Entwicklungsgeschichte der Dibranchiaten und aus dem Vergleich mit anderen Mollusken ergibt. (Bei gewissen Jugendstadien der Dibranchiaten sind sie ähnlich wie bei Nautilus ausgebildet, d. h. sie heften nur den Kiemengrund an den Mantel, den ganzen distalen Teil freilassend, trotzdem sie später das Organ dem größten Teil seiner Länge nach erfassen. Bei noch jüngeren embryonalen Stadien fehlen sie aber völlig, und die Kieme wurzelt rein in dem Teile des Embryos, der dem »Analkomplex« entspricht, ohne direkte Beziehung zum Mantel; (vergl. Tafel 17 und den 2. Bd.)



Textfigur 16.

Abgetrennter Abdominalkomplex eines jungen Weibchens von Nautilus pompilius, flach ausgebreitet, $^{1}/_{2}$ natürl. Größe. Der obere Rand (Schnitt) folgt genau der oberen Mantelfurche x, x_1. Die untere folgt den Bezeichnungen Kv1, N1, pt2, Kv2, N2. — rt Ansatz der Kopfretraktoren; g Geschlechtsöffnung; g1 Öffnung der birnförmigen Blase; n Kiemennerv; a After; N1 N2 obere, untere Nierensäcke; pt1 Feld mit der Mündung des Gonoducts; pt2 Feld mit der Mündung des Pericardialtrichters; Kv1 Wurzel der oberen Kiemenvene, daneben die obere Nierenöffnung; Kv2 Wurzel der unteren Kiemenvene, daneben die untere Nierenöffnung; acc Mündung der akzessorischen Drüsen; nid Nidamentaldrüsenfeld; os unteres Osphradium; M Mantel; K1 obere, K2 untere Kieme; x—x_1 obere Mantelfurche.

Wenden wir uns nun wieder dem Abdominalkomplex zu! In der Mitte desselben finden wir die Afteröffnung, von eigentümlichen Runzeln und Papillen umstellt. Ich nehme an, daß ihre Lage nicht mehr die primäre sei, in der sie sich bei vielen anderen Mollusken (Chitonen, Gastropoden, Lamellibranchiern) wenigstens im Anfang findet. Bei diesen liegt sie (16 in Textfig. 5 auf p. 51) dicht am Ursprung des Mantels, oder der Enddarm läuft sekundär diesem noch eine Strecke weit entlang. Bei

den Vorfahren der Cephalopoden und den Embryonen von Nautilus dürfte sie etwa an der entsprechenden Stelle, d. h. median zwischen den Bezeichnungen N2, N2 der Textfig. 16 gelegen und sich dann gegen die obere Mantelfurche hin zurückgezogen haben. Damit ist bei Nautilus eine topographische Verschiebung eingeleitet, die sich bei den Dibranchiaten weiter fortsetzt. Die Annahme einer solchen ist für die ganze Orientierung am vorliegenden Organkomplex von Wichtigkeit, weil damit klar wird, was an demselben morphologisch, d. h. im Vergleich mit typischen Bilaterien hinten und vorn ist. Von der Stelle des Afters bis zur oberen Mantelfurche zieht ein Streifen (Textfig. 16, a), auf dem der Enddarm dicht an der Oberfläche liegt. Er müßte eigentlich bis zur unteren Mantelfurche reichen und bezeichnet die morphologische Längsachse des Komplexes, der nicht anders denn als das retroflektierte Hinterende des Tieres aufzufassen ist. (Vergl. NAEF 1911, p. 88, Fig. 3, 1913, p. 282, Fig. 6.) Wir wollen ihn für die folgende Darstellung auch dementsprechend, d. h. morphologisch orientieren, um den Vergleich mit anderen Mollusken (Textfigur 5) zu erleichtern. »Vorn« ist dann das, was sonst »oben« war, und »hinten« bedeutet »unten« im Sinne physiologischer (p. 54) Orientierung.

Die in den Figuren (Textfig. 15 und 16) sichtbare Oberfläche des Abdominalkomplexes oder das »Mantelhöhlendach« (p. 52) bietet äußerst interessante und wichtige Verhältnisse, die nicht nur für Cephalopoden Bedeutung haben, sondern auch mit der Anatomie der anderen Mollusken zu vergleichen sind. (Darüber werde ich an anderem Ort handeln.) Sie zeigt eine deutliche Gliederung in eine Anzahl von Feldern, bestimmt durch die Lage der Organe, die von innen her an dieselbe stoßen. Wir finden jederseits ein mit N2 bezeichnetes Feld, das einem hinteren, größeren, und ein mit N1 bezeichnetes, das einem vorderen, kleineren Nierensack entspricht, weiter ein mit Kv_2 bezeichnetes, das der basalen Anschwellung der hinteren Kiemenvene, und ein mit Kv_1 bezeichnetes, das der vorderen Kiemenvene angehört. Mit beiderlei Feldern stößt je ein drittes (als pt_2 und pt_1 bezeichnetes) im Winkel zusammen, welches eine Öffnung trägt, deren wirklicher oder doch morphologischer Wert*) der eines Cölomausganges ist. Das hintere Paar dieser Öffnungen liegt den Nierenöffnungen dicht an, ist bei gewissen Kontraktionszuständen mit diesen sogar auf gemeinsamen Papillen vereinigt; es stellt direkte Verbindungen des Pericards mit der Mantelhöhle dar, die ich als »Pericardialtrichter« bezeichne. (NAEF 1913.) Das vordere Paar verhält sich rechts und links verschieden, auf beiden Seiten ist jedoch die Öffnung von der zugehörigen Nierenöffnung entfernt. Links (in den Figuren rechts) finden wir in der Mantelfurche, etwas nach innen und oben vom Nierenporus aus, eine feine Öffnung, welche in die sogenannte birnförmige Blase führt, die allgemein als rudimentärer Gonodukt aufgefaßt wird. Rechts liegt an ähnlicher Stelle die weibliche Geschlechtsöffnung, die beim reifen Tier eine weite Spalte auf einer mächtigen Mündungspapille darstellt. Letztere ist von eigentümlichen konzentrischen Runzeln bedeckt, die sich auch in die Tiefe der Mündung hinein fortsetzen und eine Drüse darstellen, die »Eileiterdrüse«, die bei der Erzeugung der Eihüllen

---

*) Morphologischer Wert: ein Gebilde sei homolog einem andern, das die typische Ausbildung von Gebilden dieser Kategorie zeigt; das zweite bezeichnet dann den morphologischen Wert des ersten.

mitzuwirken hat, indem sie vermutlich die innersten Schichten derselben bildet. (Die äußeren entstammen wohl wie bei den Dibranchiaten der Nidamentaldrüse.)

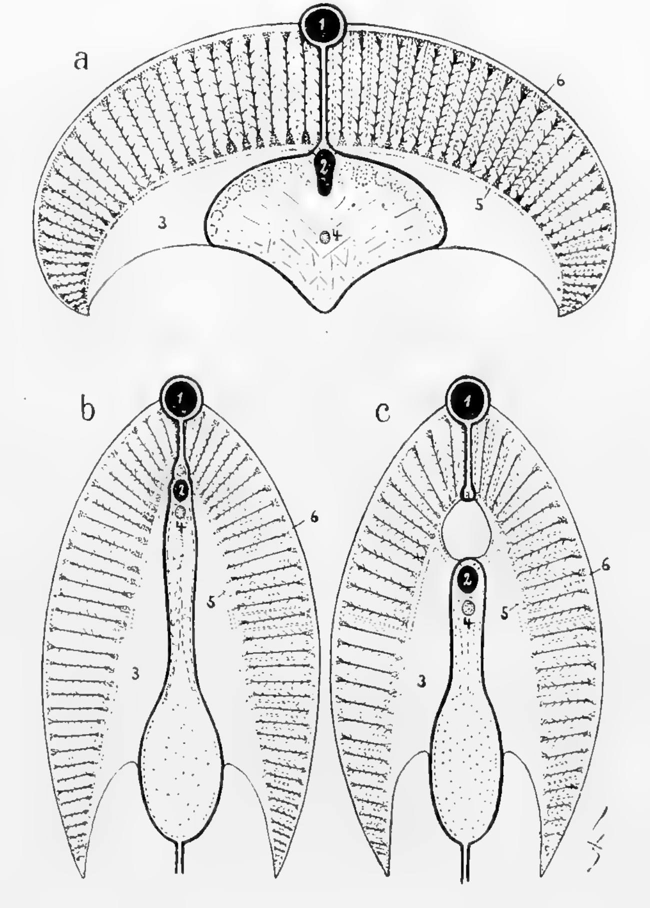
Ich habe früher die Ansicht begründet (NAEF 1913), daß diese beiden Geschlechtsöffnungen, die funktionierende und die rudimentäre, echte Cölomodukte und homonom der Pericardialtrichtermündungen seien. Denn sie liegen nicht nur zu den Nieren, Kiemen und Kiemengefäßen, sondern auch zu einer Reihe innerer Organe metamer übereinstimmend (»typisch ähnlich«) gelagert, und die Regelmäßigkeit dieser Lagerung wird nur durch die Entfernung von den Nierenporen gestört. Nun ist aber bereits für die Pericardialtrichter die Anschauung ausgesprochen und angenommen (LANG-HESCHELER, p. 339, 341) und von mir (NAEF 1913) begründet worden, daß sie durch Abspaltung von den Nierenporen selbständig geworden seien, während ihre primäre Mündung, wie bei anderen Mollusken, in die Nierensäcke nahe den Poren geführt habe. Die Gonodukte sind vermutlich in dieser Richtung nur etwas weiter gegangen, indem ihre Öffnungen topographisch von den Nierenporen abgerückt sind. Nun führt zwar zwischen vorderen Nieren- und Geschlechtsöffnungen eine oberflächliche, sie trennende Vene vorbei, die Mantelvene, welche diese Annahme widerlegen könnte (vergl. NAEF 1913, Fig. 12), aber diese Vene ist, wie entwicklungsgeschichtlich gezeigt werden kann, hier sekundär hereingeraten, sodaß kein Hindernis für die Annahme einer Verschiebung der Geschlechtsöffnungen im besagten Sinne darin vorhanden ist. (Ich werde an anderer Stelle zeigen, daß für die Annahme einer primären Metamerie bzw. Dimerie der Mollusken auch noch wichtige Befunde bei anderen Mollusken sprechen.)

Beim Männchen führen von dem Ort aus, wo die Geschlechtsöffnungen des Weibchens liegen, Gänge zu einer median auf der Vena cava (v) gelegenen Papille (die Stelle ist auf Textfig. 15 mit einem × bezeichnet), die fälschlich als Penis bezeichnet wird. Auf dieser vereinigen sie sich zu gemeinsamer Mündung. Rechts schließt sich der Gang an den Gonodukt direkt an, sodaß ein ununterbrochener Geschlechtsleiter entsteht; links ist sein Anfang blind geschlossen, ohne Verbindung mit der rudimentären Geschlechtsöffnung. Diese distalen Teile sind nicht mit den distalen Abschnitten der männlichen Geschlechtsleiter bei Dibranchiaten zu vergleichen, sondern stellen Eigentümlichkeiten von Nautilus dar. (Vergl. NAEF 1913, Fig. 14, p. 406.)

Als »Osphradien« werden bei Nautilus eigentümliche Papillen bezeichnet, die vielleicht (?) Organe zur Prüfung des Atemwassers darstellen. Sie sind in zwei Paaren vorhanden. Ein Osphradium liegt jederseits zwischen den Nierenöffnungen dieser Seite und stellt ein rundliches Läppchen dar; die anderen bilden eine Gruppe von 4 Erhebungen, median am unteren Rande des Abdominalkomplexes gelegen (p. 70, Textfig. 16, os). Es ist wahrscheinlich, daß die seitlichen Erhebungen des so gebildeten Lappens den vorderen Osphradien metamer homonom sind; doch ist der physiologische und morphologische Wert der Gebilde sehr zweifelhaft.

Die Kiemen (Textfig. 17) sind im Prinzip durchaus ebenso gebaut, wie die der Dibranchiaten und, wenigstens der Anlage nach, symmetrisch. Doch ergibt sich ein Unterschied in der allgemeinen Form durch die Verbreiterung in der Querrichtung, sowie durch das Fehlen einer gesonderten Kiemenmilz in der fleischigen Achse, endlich in der nur ganz am Grunde ansetzenden Heftung durch

die Kiemenbänder, welche übrigens fleischig und nicht einfach häutig sind wie bei den Dibranchiaten. Das zuführende Gefäß (2) verläuft ganz in der Tiefe, das abführende (1) auf der nach innen gerichteten Seite der Kieme; am Grunde jedoch kreuzen sie sich, und es hat den Anschein, als ob die Organe hier eine Torsion erlitten hätten. (Eine solche Annahme wäre auch aus dem Vergleich mit den Chitonen und Gastropoden zu begründen!) — Zwischen zuführendem und abführendem Kiemengefäß liegt die »Kiemenachse«, durch eine dünne Lamelle dargestellt, an welcher, einge-



Schematische Querschnitte durch Cephalopoden-Kiemen. a Nautilus, b Sepia, c Loligo. — 1 Kiemenvene; 2 K-arterie; 3 K-bändchen (eines einzelnen K-blättchens); 4 K-nerv; 5 und 6 Arterie und Vene eines K-blättchens. — Im unteren Teil von b und c oval, punktiert die „Kiemenmilz“ in der soliden „Kiemenachse“, die in eine Hautfalte, das „Kiemenband“, übergeht. Man beachte bei a das Fehlen der Kiemenmilz in der fleischigen Achse, in der deutlich Längsmuskeln sichtbar sind, bei c die Durchbohrung der Kiemenachse zwischen 1 und 2.

Textfigur 17.

schlossen zwischen je zwei Seitenstämmchen der Hauptgefäße, der respiratorische Teil der »Kiemenblättchen« ansetzt. Wie bei den meisten Mollusken alternieren sie regelmäßig. Mit der fleischigen Achse sind sie durch Hautfalten verbunden, welche ihnen Stütze verleihen. Jedes Kiemenblättchen erster Ordnung trägt solche zweiter Ordnung in Form von leistenartigen Erhebungen, welche dichtgedrängt aneinander liegen und auf beiden Seiten des Blättchens wieder als alternierende Falten angeordnet sind. Jede Leiste enthält ein in der Tiefe verlaufendes zuführendes, entsendet ein oberflächlich liegendes abführendes Gefäß und ist durch Einschnitte, nochmals alternierend, in Teile dritter Ordnung gegliedert, die in ähnlicher Weise mit Gefäßen versorgt werden.

Ein sehr eigentümliches Verhalten zeigen die Nidamentaldrüsen von Nautilus, welche bei den weiblichen Tieren, erst recht spät, auf der an den Analkomplex angrenzenden Mantelpartie entstehen.

Sie stellen zunächst (Textfig. 16 nid) ein zusammenhängendes, von einer Seite auf die andere übergreifendes System von niedrigen Leisten dar, von denen sich die randständigen später (wie die mir vorliegenden halbwüchsigen Stücke zeigen) zu einer Falte erheben, welche sich über dem ganzen Komplex zusammenzieht. Es entsteht eine weitoffene Tasche (p. 68, Textf. 15 Nd), in der das nun drüsig entwickelte blättrig ausgewachsene Leistensystem geborgen wird. Die so gebildete mächtige Drüse ist zwar durchaus unpaar, doch sind die Seitenteile der Taschen viel tiefer als der mediane, und wenn man sich vorstellt, daß letzterer rudimentär wird, so entstehen 2 Säcke mit Drüsenlamellen, die den Nidamentaldrüsen der Dibranchiaten vergleichbar werden. Immerhin ist der Gegensatz der Lage sehr auffallend.

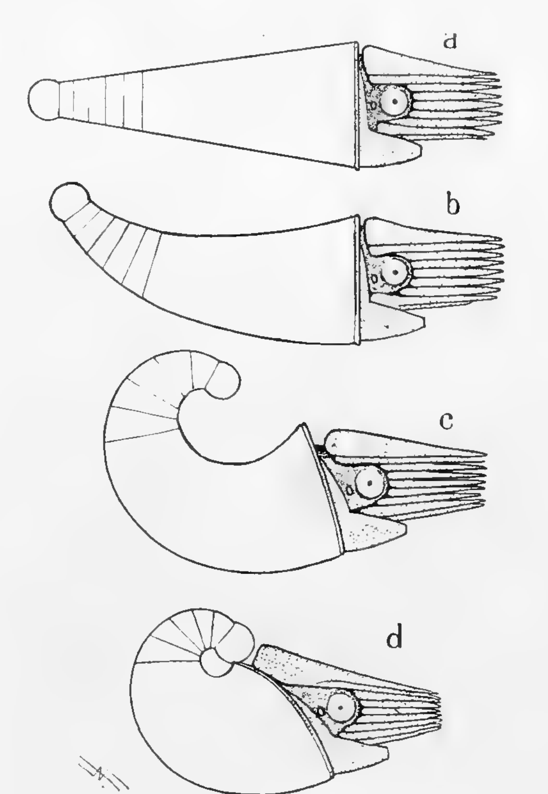
b. DIE ORGANISATION DER FOSSILEN TETRABRANCHIATA

kann nur im engsten Anschluß an Nautilus vorgestellt werden, doch ist dieser Anschluß in verschiedener Weise zu denken. Für die Ammonoidea ist anzunehmen, daß ihre primäre Organisation, soweit sie an die spezifische Ausbildung der Schale geknüpft ist, mit Obigem in allen wesentlichen Zügen übereingestimmt habe. Die ältesten Ammonitenformen sind ja Nautilus so vollkommen ähnlich, daß an die allernächste Verwandtschaft gedacht werden muß, wenn nicht gar an den Ursprung von echten Nautiliden. Bei den in der Schalengestalt abgeänderten Ammonoidea dürfte auch der Weichkörper entsprechende Abwandlungen erlitten haben, die jedoch im einzelnen kaum mit einiger Sicherheit erschlossen werden können. Unter allen Umständen haben aber weder Nautilus, noch die sich anschließenden Ammonoidea mit dem Ursprung (Typus) der Dibranchiaten direkt etwas zu schaffen.

Nautilus gehört aber der allgemeinen Kerngruppe der Nautiloidea an, obwohl seine Stellung innerhalb derselben sehr viel unsicherer ist, als sein Verhältnis zu den typischen Ammoniten. Als sicher kann gelten, daß die Gattungen Orthoceras, Cyrtoceras, Gyroceras uns wenigstens den Weg anzeigen, auf dem die spiral aufgerollte Nautilusschale aus gestreckten, Orthoceras-artigen Gehäusen entstanden ist. Leider haben wir von den Weichteilen dieser Formen keine direkte Kenntnis; doch gibt es Mittel, einiges darüber indirekt zu erschließen, nämlich durch kritisches Studium der Beziehungen (Korrelation) zwischen Schalenform und Weichkörper bei Nautilus selbst. Dabei muß ein Teil der Charaktere als notwendige Anpassungen oder mechanische Konsequenz durch die besondere Schalenbildung bedingt erscheinen, während die anderen als altes Erbteil oder als dessen Umwandlungsprodukt angesehen werden müssen. Letzteres gilt besonders in den Fällen, wo Merkmale auch bei den Dibranchiaten, die ja letzten Endes aus der gleichen Wurzel entspringen müssen, sich vorfinden. Dazu kommen solche Eigenheiten der Organisation, die, ohne bei den Dibranchiaten ebenfalls verwirklicht zu sein, für ihre Urformen aus morphologischen Gründen, etwa gestützt auf typische Korrelationen und entwicklungsgeschichtliche Daten, angenommen werden müssen.

Eine Reihe sekundärer Züge der Nautilusform können so ausgeschlossen werden, zunächst für die gestreckten, Orthoceras-artigen Urformen der Nautiloidea, dann für die (mit den ersteren viel-

leicht überhaupt identischen, vielleicht aber auch weiter zurückliegenden) gemeinsamen Urformen der Tetrabranchiaten und Dibranchiaten. Bei dieser Argumentation sind eine Reihe von fossilen Formen, die sich um die Gattungen Piloceras und Endoceras gruppieren, ausgeschlossen, weil dieselben sich der Morphologie ihrer Schale nach, besonders in Bezug auf die Ausbildung des Sipho, zu allen anderen Cephalopoden in Gegensatz stellen und möglicherweise (bzw. wahrscheinlich) einen älteren Typus darstellen als die Urform der übrigen Gruppen.



Übergang gestreckter Nautiloiden in die typische Nautilusform und Rekonstruktion der ersteren aus den Verhältnissen der letzteren. Vier schematische Darstellungen von Jugendformen. a) Orthoceras-, b) Cyrtoceras-, c) Gyroceras-, d) Nautilus-Stufe. Die Figur veranschaulicht die Abänderung des Weichkörpers infolge der Aufrollung und macht dieselbe bei den Vorstufen schrittweise rückgängig. Die Stufen b und c müßten, wie sich nach der Herstellung dieser Figuren gezeigt hat, flache, schüsselförmige statt blasig aufgetriebener Anfangskammern tragen (p. 57 und 58).

Textfigur 18.

Als sekundäre Konsequenzen der spezifischen Schalenbildung von Nautilus erscheinen folgende Charaktere:

1. Die spezielle, z. B. dorsal eingedrückte Gestalt des in der Wohnkammer geborgenen Hinterkörpers (Textfig. 10);
2. die Ausbildung eines besonderen dorsalen, der »schwarzen Substanz« anliegenden Mantellappens (Textfig. 7, 9);
3. die besondere Gestalt der Nackenscheibe (Textfig. 9);
4. die Ausbildung der Kopfkappe, wenigstens in der vollkommenen Gestalt. (Eine gewisse Schutzfunktion möchte schon bei gestreckter Schale den oberen Armen zukommen (Textfigur 7).

Diese Züge sind bedingt durch die sekundäre Involution der älteren Schalenwindungen in die letztgebildete, deren Hohlraum und Mündung dadurch beeinträchtigt wird.

Auf Grund der vergleichenden Untersuchungen an Dibranchiaten sind für deren Urformen folgende Züge der Nautilusorganisation auszuschließen:

1. die Differenzierung des basalen Teiles der Armorgane zu röhrenförmigen Scheiden, die den Dibranchiaten völlig fehlt;
2. die spezifische Komplikation des Geruchsorgans, welches bei den Dibranchiaten in der Jugend, und vielfach dauernd, ein einfaches Polster von Sinnesepithel darstellt;
3. die besondere Gliederung und Differenzierung des inneren Armkranzes, bei beiden Geschlechtern, speziell auch die Ausbildung eines »Spadix« und »Antispadix« beim Männchen. (Dagegen ist anzunehmen, daß stets ein Teil des Armapparates bei den Weibchen unter dem Munde zum Empfang der Spermatophoren gedient, und daß dem Armapparat des Männchens von jeher die Übertragung derselben obgelegen habe.);
4. die Abspaltung der Pericardialtrichter von den hinteren und die Entfernung der Geschlechtsmündungen von den vorderen Nierenporen, sowie die asymmetrische Ausbildung der Gonodukte (p. 71);
5. Die Ausbildung des unpaaren, sich an die primären Geschlechtsmündungen anschließenden, zum sogenannten Penis führenden sekundären Leitungsapparates (p. 72).

Wollte man nämlich diese speziellen Merkmale des recenten Nautilus auch dem gemeinsamen Typus der Cephalopoden zuschreiben, so würde sich für die Ableitung der Dibranchiaten ein unmotiviert komplizierter Weg ergeben (vergl. p. 10). Bei phylogenetischer Grundanschauung*) aber würde man zu einer Häufung von Hypothesen kommen, deren Notwendigkeit nicht darzutun wäre. Es müßten dann immer zunächst Differenzierungen wieder rückgängig gemacht und weiterhin durch andere ersetzt sein, was vermieden wird, wenn zum Ausgangspunkt der undifferenzierte, einfachste Zustand gewählt wird.

Durch solche Überlegungen und Annahmen bin ich zu der Vorstellung von den für Cephalopoden typischen Verhältnissen gekommen, wie sie im 1. Kapitel dargelegt wird und in den folgenden allmählich an der Hand der Tatsachen erprobt werden soll.

---

*) In den vorstehenden Betrachtungen habe ich, gedrängt durch die paläontologische Natur der in Betracht kommenden Tatsachen, die Terminologie der idealististischen Morphologie verlassen, ohne daß deswegen andere methodische Prinzipien zur Anwendung kämen. Für die Art der systematischen Verknüpfung bliebe es sich z. B. völlig gleich, wenn ich oben (p. 74) sagen würde: „Weder Nautilus noch die Ammonoidea sind direkte Vorstufen (p. 13) der Dibranchiaten". Oder später: „Daß die Gattungen Orthoceras, Cyrtoceras, Gyroceras uns wenigstens den Weg zeigen, auf dem die Nautilusschale aus gestreckten Gehäusen abzuleiten ist". Dies zur Illustration des Verhältnisses idealistischer und phylogenetischer Betrachtung.

HAUPTABSCHNITT

I. KAPITEL

DIE KLASSE DER CEPHALOPODEN

SCHNEIDER 1784

Inhalt: a. Diagnose. — b. Der typische Bau des erwachsenen Tieres. — c. Die typische postembryonale Entwicklung.

a. DIAGNOSE

Lebende und namentlich fossile Mollusken — soweit bekannt, mit ein- oder mehrfachem Kranz von Armen um den Mund — mit zweiteiligem, einem ungekehrten Papageischnabel vergleichbaren Kieferappararat — mit großen, von den basalen Teilen bestimmter Arme umstellten oder eingehüllten vorragenden Camera-Augen — mit einem die Mantelspalte verengenden Trichterapparat, bestehend aus zwei seitlichen, nach innen offenen, mächtigen Taschenventilen (»Trichtertaschen«) und einem ventralen, aus zwei muskulösen Lappen dütenförmig zusammengelegten oder verwachsenen »Trichterrohr« zum Ausstoßen des Wassers aus der Mantelhöhle — mit großen, dotterreichen Eiern, die sich symmetrisch furchen und ohne Vermittlung trochophora-artiger Larven zum jungen Tier entwickeln — meist mit einer Kalkschale, die durch regelmäßige, von einem Sipho anscheinend durchbohrte Querscheidewände gekammert und kegelförmig gerade, gebogen oder spiral aufgerollt ist.

b. DER TYPISCHE BAU DES ERWACHSENEN TIERES

(Zugleich unsere Vorstellungen von der Gestalt der Stammform)

Nachdem wir in der Einleitung versucht haben, die allgemeinen Grundsätze systematischer Morphologie klarzustellen und sachliche Voraussetzungen für deren spezielle Anwendung auf unseren Gegenstand festzulegen, gehen wir hier daran, auf dem so geschaffenen Fundament aufzubauen. Ob wir dabei auf dem Standpunkt der idealistischen Morphologie verharren, oder uns den der Phylogenetik zu eigen machen wollen, bedeutet nach dem früher Gesagten wenig für die Arbeit im Einzelnen. Jedenfalls machen wir hier den Versuch, eine (ideale, hypothetische oder wirkliche) Form zu finden, aus der sowohl Nautilus und die fossilen Tetrabranchiaten, als auch die typischen Dibranchiaten auf die einfachste und natürlichste Weise hergeleitet werden können.

Dabei müssen wir schrittweise vorgehen. Zunächst wollen wir das prägendste Element eines Weichtieres, die Schale, ins Auge fassen und den Typus ihrer allgemeinen Gestalt festsetzen. Weiterhin können wir versuchen, die Umrisse des Weichkörpers damit in Zusammenhang zu bringen, d. h., grosso modo, den bekannten Bau von Nautilus dermaßen zu korrigieren, daß er einerseits der typischen Schalenform angepaßt erscheint, andererseits geeignet wird, auf dem einfachsten Wege den typischen Bau der Dibranchiaten mit dem allgemeinerer Molluskentypen zu verbinden. Denn Nautilus erscheint als ein durch die spezifische (involute) Schalenform bereits stark abgeänderter und auch gegenüber dem vergleichend-embryologisch erkennbaren Typus der Dibranchiaten vielfach spezialisierter Cephalopode. Werden wir so dazu veranlaßt, eine Reihe atypischer Merkmale derselben sorgfältig zu eliminieren, wenn es sich um Feststellung der Grundform handelt, so dürfen wir doch nicht vergessen, daß die Gattung Nautilus durch ihr hohes geologisches Alter (unt. Silur) und ihre systematische Stellung (Nautiloide), sowie durch ihre Übereinstimmung mit embryonalen Zügen der Dibranchiaten in sehr vielen Teilen ein unbedingtes morphologisches Primat beanspruchen darf. Das wird uns dazu veranlassen, auf ihre Merkmale auch dann besonders Gewicht zu legen, wenn nicht besondere zwingende Gründe hierfür vorliegen nach dem Prinzip der typischen Korrelation. (Vergl. p. 25.) Vor allem ist Nautilus der einzige überlebende Cephalopode mit wohlentwickelter, vollständig gegliederter äußerer Schale, d. h. der einzige »Tetrabranchiat«, von dem wir die Weichteile kennen. Er liefert daher unter allen Umständen die Grundlage für den Aufbau des allgemeinen Cephalopodentypus.

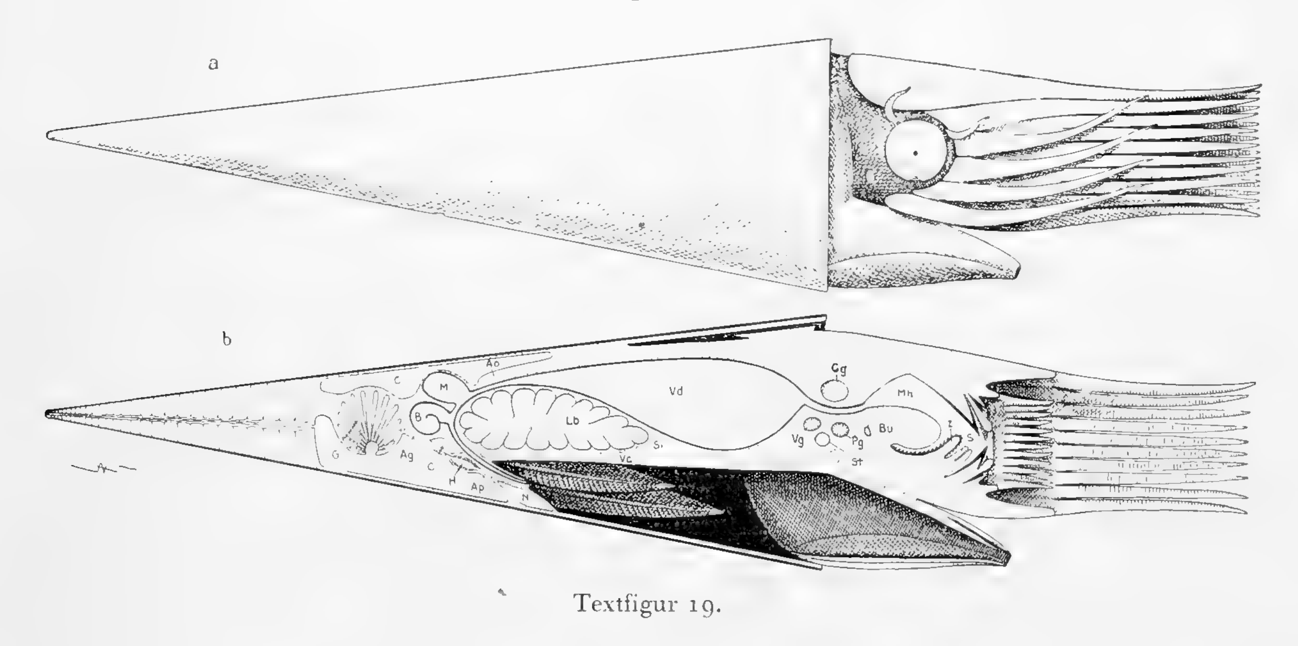
Wir werden im folgenden der sachlichen Übersichtlichkeit halber und mit Rücksicht auf den beschränkten Raum darauf verzichten müssen, bei allen Einzelheiten Zug um Zug alle Erwägungen darzulegen, die zur Feststellung des Typischen geführt haben. Dies würde ein unübersehbares Netz von sachlichen und logischen Betrachtungen und unendlich viele Wiederholungen nötig machen. Wir können daher das Angenommene nur in den wichtigsten Teilen begründen, sonst aber eine Begründung, wo sie sich nicht von selbst ergibt, nur andeuten. Dies gilt auch für die folgenden allgemeinen Kapitel und ist letzten Endes durch die deduktive Darstellungsweise bestimmt. (Vergl. p. 41.) Dadurch wird die Begründung des in den Obergruppen geltenden Typus stets wesentlich auf das in den Untergruppen Angenommene geschoben, bis schließlich in den Beschreibungen der tatsächlichen Spezies das Material für den ganzen Aufbau geboten wird. Wir geben aber durch die Geschlossenheit desselben dem Leser die Möglichkeit, die verknüpfenden Erwägungen in allen Punkten auf Grund unserer prinzipiellen Auseinandersetzung selber aufzufinden, sobald er sich in den Gedankengang des Ganzen hineingefunden hat. Ein Teil des vorliegenden Kapitels ist notwendig eine Wiederholung der Beschreibung von Nautilus.

In sehr vielen Fällen liegt die Begründung der gewählten Auffassung auf embryologischem Gebiet, und darum muß häufig auf den 2. Band dieses Werkes verwiesen werden, wo wir eine Reihe von Tatsachen aus der äußeren Entwicklung der Dibranchiaten darzustellen haben werden, die beim Vergleich mit Nautilus als Indizien für den primären Bau aller Cephalopoden erscheinen.

Die Urform der Cephalopoden kann nach den gesamten Tatsachen, wie sie Paläontologie, vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte bis heute zutage gefördert haben, nur als eine Rekonstruktion der nur fragmentarisch bekannten Gattung Orthoceras gedacht werden und soll den

Namen Protorthoceras tragen. Dabei sind freilich die ebenfalls ausgestorbenen Endoceratiden, nämlich Endoceras, Piloceras und Verwandte mit ihrem weiten, randständigen, die ganze Embryonalschale erfüllenden Sipho vorläufig ausgeschlossen. Denn es besteht nicht nur die Möglichkeit, sondern sogar eine beträchtliche Wahrscheinlichkeit dafür, daß diese Gattungen noch ältere, morphologisch primäre Verhältnisse zeigen, aus denen dann die der Gattung Orthoceras hervorgegangen sein könnten oder herzuleiten wären. Ihre Stellung ist jedenfalls noch unsicher (vergl. p. 75).

Wie dem auch sei, alle übrigen, lebenden und fossilen Cephalopoden, besonders Nautilus einer-, die Dibranchiaten andererseits, sind auf eine dem O. nahestehende Form zurückzuführen; auf die genannten »outsiders« können wir hier nicht eingehen.



Textfigur 19.

Protorthoceras, die ideale oder hypothetische Urform der Cephalopoden.

a) Seitenansicht. Ein Nautilustier ist in die Schale von Orthoceras eingefügt und so abgeändert, daß es dieser angepaßt und zur einfachsten und natürlichsten Ableitung auch der Dibranchiaten geeignet ist. Die Arme sind allerdings an Zahl verringert und in der Anordnung schematisch etwas vereinfacht worden. Im übrigen zeigt die Figur methodisch ermittelte Einzelheiten zu einem naturmöglichen Ganzen vereinigt. Wesentlich sind: die kegelförmige, gerade abgeschnittene Schale, das dütenförmige Trichterrohr mit den die Mantelspalte einnehmenden Trichtertaschen, die von den Armbasen umstellte Augengrube mit dem großen Lochkamera-Auge und der Riechpapille dahinter, die Nautilus-artige Anordnung der Arme, an denen jedoch Scheide und Cirrus nicht unterschieden sind.

b) Halbschnitt. In der Mantelhöhle die oberen und unteren Kiemen, der nach vorn überhängende Abdominalkomplex mit After und Niere (N), ferner der durchgeschnittene Mantel, die dorsale Nackenscheibe (die am dorsalen Mantelabschnitt ansitzt), der Trichterraum mit der Trichterklappe vor dem Ausgang. Am Kopf der Mundarmkranz innerhalb der Fangarme, daran die querstehenden Adhäsionsorgane, die schmale Außen- und die breite Innenlippe des Mundes, dahinter die Kiefer- oder Schnabelteile und das Subradularorgan (S). Schale mit Anfangs-, Luft- und Wohnkammer, Siphonalduten, Anfangsblindsack und Prosipho. — G Gonade (Hode), durch das Genitalligament am letzten Schalenseptum befestigt; C Cölom; H Herz; Ag Art. genitalis; Ap Aorta post.; N Niere, darüber der After; B Blinddarm; M Magen; Ao Aorta ant.; Lb Leber; Vd Vorderdarm (Ingluvium); Si Blutsinus; Vc Vena cava; Vg „Visceral-“ (Pleural-), Pg Pedal-, Cg Cerebral-, Bu Buccalganglion; St Statocyste; Mh Mundhöhle; Z Zunge mit Radulazähnen; S Subradularorgan mit Tasche, dem Homologon der Gift-(Speichel-)Drüse der Dibranchiaten.

Nach dieser Einschränkung läßt sich leicht dartun (p. 74), daß ein Orthoceras-artiges Gehäuse die typische Cephalopodenschale darstellt. Solche Gehäuse kommen nämlich bereits im unteren Cambrium vor (Volborthella), und erst im Silur treten gekrümmte und dann Nautilus-artige Formen auf. Nun kann aber auch für den heutigen Nautilus sichergestellt werden, daß — im Gegensatz zu den echten Ammoniten oder den typischen Gastropoden mit ähnlichen Schalen (vergl. NAEF 1911, p. 94) — die Jugend- oder Embryonalschalen zunächst nicht eng spiral aufgerollt sind, sondern bloß hornartig gekrümmt (wie Cyrtoceras). Man erkennt dies indirekt aus dem Kern des erwachsenen Gehäuses (Textfig. 8), da ja so frühe Jugendstadien von Nautilus bis heute nicht direkt bekannt geworden sind. Ein geringerer Grad von Krümmung muß daher überhaupt als typisch für Nautiloidenschalen gelten. Auch die ältesten Dibranchiaten (Belemnoidea) zeigen durchweg gestreckte Phragmocone, und, sofern sie bei jüngeren sich krümmen, geschieht dies ventralwärts, d. h. umgekehrt wie bei den Nautiloidea. Die Ausgangsform muß also durchaus gestreckt gedacht werden.

Auch von den Weichteilen der Urform können wir uns ein ziemlich anschauliches Bild machen (Textfigur 19).

Dabei brauchen wir nur die in der Einleitung (p. 57) festgelegten Prinzipien zu befolgen. Es handelt sich also nicht etwa darum, Orthoceras nach den Methoden der neueren Paläobiologie (im Sinne von ABEL 1917) auf Grund von Analogieschlüssen zu rekonstruieren, sondern darum, für alle Teile der Organisation möglichst das Typische festzustellen, wie wir es für die Schalenform kurz getan haben. Das Bild ist durchaus nicht wesentlich freier Phantasie entsprungen, denn eine Reihe der bestimmenden Charaktere ist, wie die Diagnose zeigt, allgemein; sonst sind die angeführten wesentlichen Züge als typisch erkannt nach den Grundsätzen des morphologischen Primats.

Die allgemeine Körperform wird durch die Schale bestimmt, die einen mehr oder minder schlanken, in seinen Proportionen (Profilwinkel) sehr veränderungsfähigen*) Kegel darstellt, von kreisrundem Querschnitt und mit gerade abgeschnittenem Vorderrand. An seiner Spitze findet sich (vergl. auch p. 88 Textfig. 21) bei jungen Tieren die Embryonalschale in Form einer etwas kugeligen oder eiförmigen, leicht blasig aufgetriebenen Anfangskammer (vergl. p. 57). Die folgenden »Luftkammern« sind von ihr und untereinander durch uhrglasförmige Septen getrennt, die in der Mitte vom Sipho »durchbohrt« werden. Dieser beginnt schon in der Embryonalkammer**), umhüllt von einem Anfangsblindsacke, der eine Ausstülpung der ersten Scheidewand bildet, wie überhaupt die »Siphonalduten« Differenzierungen der Septen sind. Sie erscheinen zuerst als rückwärts gewandte, den Sipho umhüllende Blindsäcke, indem wenigstens die ersten bis zum Ende des Sipho reichen (Textfig. 22 p. 89). Der Anfangsblindsack ist mit der Außenwand der Embryonalkammer durch eine dünne, unverkalkte Schicht von Schalensubstanz, den »Prosipho«, verbunden. Auch die hinteren Teile der Duten sind unverkalkt, chitinös. Der Rest der Schale aber ist kräftig verkalkt und besteht aus 1) dem porzellan-

*) Wir wählen ein mittleres Verhalten.

**) Beobachtungen vom Beginne des Sipho bei Orthoceras gibt es nicht. Die Ammonoiden schließen sich darin an Spirula (s. diese) an, sodaß wir uns auf diese stützen müssen (vergl. Nautilus, p. 57).

artigen Ostracum oder der Porzellanschicht und 2) dem inneren Hypostracum oder der Perlmutterschicht; auch die Scheidewände und Duten zeigen den typischen blättrigen Bau der Perlmutterschicht. Die Außenseite der Schale ist in Anpassung an die Umgebung verschieden gezeichnet oder gefärbt zu denken. (Andeutungen bei Fossilien!)

Aus der Öffnung der kegelförmigen Schale ragt der Kopffußabschnitt des Weichkörpers heraus, an dem äußerlich mehrere Teile zu unterscheiden sind. Zu jeder Seite findet sich als in der Seitenansicht rundes, pilzartiges Gebilde ein mächtiges Stielauge, dessen Sehkammer sich durch das kontrahierbare »Sehloch« nach außen öffnet, also voll Seewasser ist (wie bei Nautilus, p. 61). Vor, über und unter dem Auge (Nautilus, Embryonen der Dibranchiaten, Bd. 2) sitzen die Arme als muskulöse, peitschenförmige Fortsätze, deren Bau wir uns ganz ähnlich wie bei Nautilus vorzustellen haben, wenn wir von der Umbildung des Armgrundes zu besonderen »Armscheiden« absehen (p. 61). In der Anordnung muß im allgemeinen das bei Nautilus Festgestellte gelten. Rings um den Mund herum besteht ein äußerer Kreis von größeren »Fangarmen« und ein innerer von kleineren »Mundarmen«, wie auch bei den Dibranchiaten (Textfig. 23). Freilich wissen wir nicht, ob schon den Vorfahren von Nautilus Fühlerarme und Augenfühler zukamen, oder ob vielleicht bei ihnen noch alle Arme gleichmäßig entwickelt waren. Jedoch erscheint es mir richtig, bis zur Begründung des Gegenteils auch für Orthoceras eine Spezialisierung ähnlich wie bei N. anzunehmen, da die Dibranchiaten keine Kriterien für die Abänderung oder Herleitung derselben liefern. Immerhin ist eine vielleicht weiter zurückliegende Idealform mit gleichmäßigen Armen im Auge zu behalten (s. Einleitung, p. 23, die hier wohl auch hätte eingesetzt werden dürfen).

Die Zahl der Arme ist mindestens so groß wie bei Nautilus zu denken, weil man sonst anzunehmen hätte, sie sei innerhalb der Nautiloidea vergrößert worden. Das liegt um so näher, als wir ja bei N. die Neigung zur Abnahme sehen, wobei ein Teil der typischen Arme zu bloßen Sinnes- und Hilfsorganen der Geschlechtstätigkeit wird. Dies gilt auch von den Dibranchiaten, wo die Armzahl zuletzt auf 8 sinkt, während N. bis über 100 Cirren tragen kann.

Der feinere Bau der Arme ist folgendermaßen zu denken. Alle Arme ähneln den Cirren von Nautilus (p. 63). Denn so bieten sie auch den möglichen Ausgang für die progressive Umbildung, die wir bei den Dibranchiaten (Kap. 2) feststellen; auch durchlaufen diese (Taf. 9 Fig. 5) bei der Entwicklung (s. auch Bd. 2) ähnliche Zustände, auf denen z. B. die Saugnäpfe durch bloße Querleisten dargestellt und einreihig angebracht sind. Die Arme sind also außen geringelt, nur nicht am proximalen Abschnitte, der der Scheide der Cirren von N. entspricht, glatt ist (p. 61) und, wie dort, die gegenseitigen Verwachsungen der einzelnen Arme jedes Kranzes untereinander vermittelt. Von außen erscheint, wie bei N., die Ringelung als eine ganz oberflächliche Skulptur, ohne besondere Bedeutung*); auf der dem Mund zugekehrten Innenfläche jedoch bietet sie uns einen anderen und für die einzelnen Arme etwas verschiedenen Anblick: die Teile der Oberfläche zwischen den hier viel tieferen

*) Immerhin dürfte damit der Notwendigkeit einer starken Verkürzung des Armes gedient sein, wobei die Haut in vorbestimmte Falten käme.

Einschnitten bilden seitlich abgegrenzte Kissen (p. 64) von besonderem Bau ihrer Epidermis und wohl mit verschiedenen funktionellen Eigentümlichkeiten. Denn an allen Armen dürften sie sensorische Fähigkeiten im Sinne des Tastens und wohl auch chemischer Reizbarkeit haben, und diese Funktion ist bei den als Fühlerarme bezeichneten Organen die hauptsächliche. Sie haben dort den Charakter von Tastpapillen (Textfig. 11, b. c). Bei den Fang- und Mundarmen, die ich als Greifarme zusammenfaßte, zeigen sie dagegen das primäre und dabei weniger spezialisierte Verhalten. Sie sind hier vor allem eigenartige »Adhäsionspolster«, mit besonderer Muskulatur in Form eines Geflechtes von sich kreuzenden Fasern, das der eines jugendlichen (kleinen) Schneckenfußes nicht unähnlich ist. Die Fasern ziehen in verschiedener Richtung von der muskulösen Armachse zur Adhäsionsfläche, die gleich der tragenden Armfläche überhaupt abgeplattet ist. Jedes Adhäsionskissen mag so ähnlich wie ein Schneckenfuß auf ebener Unterlage haften und als ein primitiver Saugnapf wirken. Vielleicht wird dies durch ein klebriges Sekret unterstützt, jedenfalls wird wohl durch diese vielen Haftpolster der Arm zu einem brauchbaren Greiforgan, das auch für das Kriechen geeignet erscheint (Nautilus).

Auch bei Protorthoceras sind die Basen der oberen Arme wahrscheinlich verstärkt und derb zu denken, jedoch kann es zur Ausbildung einer Kopfkappe (Textfig. 7 und 19) wie bei Nautilus kaum kommen, da diese an die spezifische Schalenform angepaßt erscheint. (Bei der Verteidigung dürften sich die Arme einfach maximal zusammengezogen und die Enden einwärts gekrümmt haben, wie das bei Dibranchiaten oft geschieht. Sie boten dann wenigstens die verletzlichsten Teile nicht dem Angriff dar.)

Zwischen den Armen und Augen bestehen enge Beziehungen. Obwohl nämlich der Augenbulbus gestielt ist, wie bei N. und den Embryonen der Dibranchiaten (s. Bd. 2), so ragt er doch nicht wesentlich über die anderen Teile des Kopffußes heraus, was ja auch für das verletzliche Organ eine große Gefahr bedeuten würde. Dies kommt daher, daß die umgebenden Teile ebenfalls vorragen und so, ähnlich wie bei jenen Vergleichsformen, eine Schutzwehr bilden. Diese besteht hinten aus Schalenwand und Trichterklappen, vorn, oben und unten aber aus den »Armpfeilern« (s. Band 2), nämlich den muskulösen, verdickten und sozusagen ellbogenartig hinausgestemmten Armbasen, die auf die Außen-, Ober- und Unterseite des Kopfes zurückgreifen, untereinander verschmelzen und ihn so mit einer derben, kräftigen Hülle, der »Kopfscheide« (Textfig. 12) umgeben, die keine edlen Teile der Außenwelt ungeschützt bloßstellt. Diese Teile bilden um das Auge allgemein eine Art von Orbita oder Augengrube, in der es sich unter Wahrung seiner Beweglichkeit birgt. In der Grube liegt ferner das »Riechorgan«, eine rundliche, flache Papille mit Sinnesepithel, wie sie allen Dibranchiaten wenigstens in der Jugend zukommt und stets als Ausgang für höhere Differenzierungen dient. Bei Nautilus (p. 61) zeigt es einen sicher atypischen, verwickelten Bau.

Auf dem Halbschnitte (Textfig. 19, a) sieht man nach innen vom äußeren, auch hier mehrzeilig denkbaren Armkranz einen anderen ihm gleichartigen, aber aus kleineren Anhängen bestehenden. Dieser »innere Armkranz« umstellt den Mund, der von einer weiten ringförmigen Hautfalte, der »Außenlippe«, begrenzt ist, aus der als 2. Ringfalte die »Innenlippe« herausragt. Während jene Lippe schmal, am Rande dünn und mehr oder minder glatt ist, zeigt diese, wie allgemein zu beob-

achten ist (Diagnose), regelmäßig angeordnete Papillen, die vermutlich zum Schmecken dienen. Die Innenlippe bedeckt in der Regel nur unvollständig die »Beißkanten« der Kiefer, während weiter hinten auf den 2 Erhebungen des Bodens der Mundhöhle das »Subradularorgan« und die »Reibzunge« in der Ruhe völlig verborgen sind. Sie können aber gleich den Kiefern und der Innenlippe weit aus dem durch die Außenlippe begrenzten eigentlichen Munde hervorgestreckt werden und erscheinen dann als äußere Gebilde.

Kiefer und Radula sind in ähnlicher Form zu denken wie bei Nautilus (p. 66), die letzteren mit 13 Längsreihen von Zahngebilden, von denen die äußeren einfache Plattenzähne, die der 2. und 4. von jeder Seite anschließenden Reihe Bürstenzähne sind (Textfig. 14).

Der Trichterapparat besteht aus 4 Teilen: einem dorsalen, einem ventralen und den diese verbindenden lateralen. Der dorsale ist nicht aktiv, sondern verbindet nur als eine Adhäsions- und Gleitvorrichtung den beweglichen Kopffußteil durch Vermittlung des Mantels mit der festen Schale; von außen ist er nicht sichtbar, dagegen leicht auf dem Mittelschnitt des Tieres (Textfig. 19). Es handelt sich um eine etwas vorspringende, umrandete, harte und sehr glatte Partie des Nackens, die »Nackenscheibe«, welche der Länge nach eine feine Skulptur von Leisten und Rinnen zeigen mag, die genau in ein entsprechendes System auf der Innenseite des Mantels paßt. Letzteres reicht aber weiter nach hinten, sodaß das Gleiten beim Zurückziehen des Kopffußes in die Schale ohne Unterbrechung der Adhäsion (nach Art eines sog. Gleitschlittens) möglich ist (vergl. Kap. 3).

Der ventrale Teil ist das Trichterrohr, wie bei Nautilus dütenförmig zusammengelegt aus den »Trichterlappen«, d. h. den Seitenteilen einer auf der Unterseite des Kopfes sich in einem nach hinten offenen Winkel quer ansetzenden Muskelplatte, die ventral übereinander geschlagen werden. Das Rohr hat hinten eine weite, vorn eine enge Öffnung zum Ausstoßen des Wassers. Dieses kann mit einiger Kraft nur geschehen, wenn die Seitenteile der Mantelspalte hermetisch verschließbar sind, was durch die seitlichen »Trichtertaschen« möglich wird. Auch diese sind muskulöse Lappen, deren vorderen Ursprung vom Körper uns die Seitenansicht zeigt, während der hintere freie Rand sich unter den Schalen- und Mantelrand schiebt; dorsal sind sie mit der »Nackenscheibe«, ventral mit dem hinteren Teil des Trichterrohres zu einer nach hinten offenen Tasche (Textfig. 16) längs verwachsen. Zwischen Rohr und Tasche besteht eine einspringende, muskulöse Scheidewand, das »Trichterseptum«, die nach hinten in eine nach den Kiemen hinziehende Muskelleiste ausläuft. Dies ist ein noch unvollkommener Zurückzieher*) des Trichters (vergl. Kap. 2), der zunächst nur den Trichter festigt und an den Körper anheftet. Beim Schwimmen werden die Taschen durch den Druck des in der Mantelhöhle zusammengepreßten Wassers gebläht, schmiegen sich dem Mantel innen direkt an und wirken so als Klappenventile. Jedoch sind sie wohl nicht rein passiv, denn beim Ausstoßen des Wassers verengt sich jede Tasche durch ihre Muskulatur von vorn nach hinten, ohne daß sich zunächst der Hinterrand vom Mantel löst. Ähnlich verhält sich das Trichterrohr selbst, dessen Hinterrand ja auch als Klappenventil wirkt, indem er an den Mantel gedrückt wird. Als drittes Moment, und beim

*) Aus nicht ersichtlichem Grunde gewöhnlich Depressor infundibuli genannt.

raschen Schwimmen wohl als das wesentliche zur Erzeugung der bewegenden Kraft, ist die partielle rhythmische Retraktion des gesamten Vorderkörpers in die Schale anzunehmen, wodurch der Inhalt der Mantelhöhle kräftig und rasch verringert werden kann.*) Da nun das Wasser durch die Trichteröffnung entweicht, ist hier der Druck, den die Verengerung des Manteltrichterraumes erzeugt, aufgehoben, und dieser wird daher an der gegenüberliegenden Stelle zur bewegenden Kraft in der der Öffnung entgegengesetzten Richtung. Dabei bleibt es sich im Prinzip gleich, wohin dieselbe schaut. Da nämlich das Trichterrohr an der Spitze nach unten oder hinten umgebogen werden kann, so ist nach demselben Schema eine Bewegung des Körpers nach vorn oder oben möglich. Durch das Ausspritzen des Wassers kann also der durch die Kontraktion erzeugte Druck, der sonst gleichmäßig nach allen Richtungen wirkt, zu einer in bestimmter »gewollter« Richtung bewegenden Kraft werden. (Das ist physikalisch-ökologisch der Sinn des Begriffes Rückstoß.)

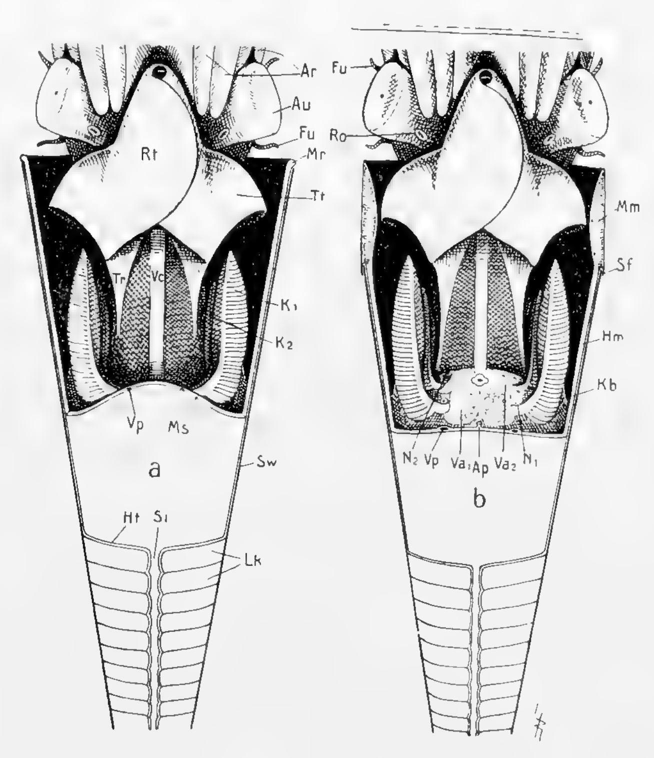
Erweitert wird der Manteltrichterraum durch Vorstrecken des Kopffußes aus der Schale und Dehnung der Trichtertaschen sowie des Trichterrohres unter Ablösung ihrer Hinterränder vom Mantel. Das Wasser kann nun durch die ganze lateroventrale Mantelspalte einströmen. Diese Andeutungen über den Mechanismus der Bewegung mögen hier zum Verständnis des Trichters und seiner Abänderung innerhalb der Klasse genügen. Beim Schwimmen, das vornehmlich rückwärts erfolgt, werden die Arme mit den Spitzen zu einem Kegel zusammengelegt und wirken ähnlich einem Steuer.

Die Mantelhöhle ist auf der dorsalen Seite eng und untief, auf der ventralen sehr geräumig und weist in der Hauptsache die bei Nautilus dargestellte Gestalt auf: der Abdominalkomplex ist vorwärts umgeschlagen, sodaß er bei völliger Abtrennung der ventralen Mantelhälfte noch nicht sichtbar wird (Textfig. 20 a), doch sieht man alle vier Kiemen, die ähnlich wie bei Dibranchiaten gelagert und geformt, aber wie bei Nautilus nur am Grunde geheftet sind und der Kiemenmilz entbehren. Die oberen sind (wie bei Nautilus) kleiner, aber sonst vollkommen ausgebildet. — Es ist nicht ganz ausgeschlossen, daß Orthoceras-Arten mehr als 2 Paare von Kiemen besaßen, doch gibt es dafür keinen positiven Grund, und die Annahme ist demnach wissenschaftlich nicht berechtigt.

Um die Anknüpfung an die Dibranchiaten zu erleichtern, habe ich die Textfig. 20 b entworfen, die den »Metorthoceras« als erdachte Übergangsform vorführt (p. 85). Bei diesem wurde das Mantelhöhlendach oder der Abdominalkomplex in eine Lage gebracht, die der bei den Dibranchiaten allgemeinen entspricht. Wir wissen nicht, ob es zu einer solchen Verschiebung, wie sie bei den Vorfahren der Dibranchiaten sicher stattgefunden hat, bei noch Orthoceras- oder (Kap. 2) erst bei schon Dibranchusartigen Tieren gekommen ist. Zunächst hat die Figur nur rein instruktive Bedeutung: wir sehen auf ihr alle wichtigen pallialen Teile, auch die des Mantelhöhlendaches (Abdominalkomplexes) und ver-

*) Das zusammengepreßte Wasser pflanzt bekanntlich den Druck gleichmäßig nach allen Seiten fort. Er muß hier auf die Wände des Manteltrichterraumes wirken, jedoch an den meisten Stellen locomotorisch belanglos bleiben, weil sich gegenüber die gleiche Kraft äußert. Eine Ausnahme machen nur die Stelle der Öffnung und die ihr diametral gegenüberliegende. Gleichartige aber schwächere Bewegungen unterhalten auch in der Ruhe die Atmung.

wenden für letztere wieder (p. 71) die morphologische Orientierung (p. 54), die hier mit der physiologischen übereinstimmt, indem die unteren Teile wirklich nach hinten (usw.) verschoben sind. Beide Kiemenwurzeln sind jederseits sichtbar, besonders die basalen Anschwellungen ihrer abführenden Gefäße (Textfig. 15 u. 16), vor denen die Nierenpapillen liegen. Das hintere Paar Nierensäcke (Va_1) empfängt nahe der vorderen Mündung (N_1) die Pericardialtrichter, das vordere (Va_2) an entsprechender Stelle (N_2) die zugehörigen Gonodukte, deren Inhalt also direkt der Nierenöffnung zu-



Textfigur 20.

Mantelhöhlensitus a) von Protorthoceras, b) von dem zu den Dibranchiaten überleitenden Metorthoceras. Die ventrale Schalenhälfte ist entfernt, ebenso die ventrale Mantelhälfte, deren Schnittfläche voll sichtbar wird. Man erkennt den im Prinzip wie bei Nautilus beschaffenen Trichter, von dem bei b) angenommen wird, daß das Rohr durch postembryonale Verwachsung der Lappen stabilisiert sei. Sein Hinterrand führt jederseits zu einer „Trichterecke", die den Ansatz des Septums von innen und den Ursprung des Retraktors bezeichnet. Dieser läuft bei a) in der Rumpfmuskulatur (Schalenmuskel) aus, bei b) erreicht er bereits selbständig die Schale. In der Mantelhöhle die 2 Paar Kiemen. Das Mantelhöhlendach (Abdominalkomplex) ist bei a) nicht sichtbar, da es sich gegen die ventrale Mantelfurche bzw. den ventralen Mantelansatz (Schnittfläche) hin vorwärts neigt, wie bei Nautilus; bei b) ist es im Sinne der Dibranchiaten verschoben und daher sichtbar. Die ventrale Mantelfurche liegt weiter hinten als die dorsale (Textf. 15). b) zeigt die Entwicklung eines unvollkommenen Muskelmantels (Kap. 2); an beiden Figuren erkennt man die Lagebeziehung der prominenten Augen zu Armbasen, Trichter, Mantelrand und Riechorgan. — Ar Arme; Au Auge; Fü Augenfühler; Ro Riechorgan; Mr Mantelrand; Mm Muskelmantel; Sf Schalenfalte; Hm Hautmantel; Kb Kiemenband; N_2 Öffnung der vorderen Niere, zugleich Geschlechtsöffnung; N_1 Öffnung der hinteren Niere; Va_1 durchscheinende Venenhänge der hinteren, Va_2 der vorderen Niere; Ap Art. pall. med. (abgeschnitten), Vp Vena pall. post.; Ms Mantelschnitt; K_1 untere (hintere), K_2 obere (vordere) Kieme; Vc Vena cava; Tr Trichterretraktor; Rt Trichterrohr; Ht Schalenepithel; Si Sipho; Lk Luftkammer; Sw Schalenwand.

geführt wird, sodaß diese zugleich die Geschlechtsöffnung*) ist. Man erkennt in der Textfigur 20 b deutlich die vordere Mantelfurche, die den bei Protorthoems tiefsten (hintersten) Teil der Mantelhöhle bezeichnet, sowie den After, der dieser Furche hier näher als bei Nautilus liegt, da wir den Übergang zu den Dibranchiaten veranschaulichen wollten.

Ursprünglich lag wohl der After (s. oben p. 51) dicht beim Ansatz der Mantelfalte, d. h. wo diese abgeschnitten wurde (Textfigur 5), aber für Protorthoceras ist doch schon das Verhalten von Nautilus (Textfigur 15) anzunehmen, da die Dibranchiaten in gleicher Richtung noch weiter gehen (Kap. 2). Am Anschnitt sieht man in den Mantel 3 Gefäße übergehen: die mediane Art. pall. post. und die paarigen Venae pall. post. (NAEF 1913, p. 422.)

Die Trichterretraktoren sind in der Idealzeichnung Textfigur 20 b ebenfalls in einer Ausbildung vorhanden, die zu den Dibranchiaten führt. Sie erreichen hier über den Kiemenwurzeln die Schale. Dorsal, d. h. nach der Tiefe der Mantelhöhle hin, liegen oberflächlich am Rumpf die mächtigen Kopffußretraktoren (Schalenmuskeln), die seitlich über und hinter den Kiemenwurzeln (vom Bande der unteren Kieme verdeckt) an die Schale treten (s. Textfig. 20 a und 15).

Für Protorthoceras ist, wie für Nautilus und die Dibranchiaten, ein deutlicher Geschlechtsdimorphismus anzunehmen, abgesehen von der Bildung der eigentlichen, innerhalb des Körpers und in der Mantelhöhle gelegenen Geschlechtsorgane. Die reifen Weibchen sind von den Männchen mehr oder weniger deutlich durch die größere Wohnkammer unterschieden zu denken. Wie bereits angedeutet wurde, sind auch Einrichtungen zur Aufnahme der Spermatophoren innen auf dem ventromedialen Abschnitte des Armkranzes schon hier wahrscheinlich, da sie in Übereinstimmung mit Nautilus mehreren Gruppen der Dibranchiaten zukommen. Bei den Männchen werden Teile der Arme zur Übertragung der Spermatophoren und Umarmung des Weibchens dabei spezialisiert zu denken sein. Solche Veränderungen seien in Erweiterung der Definition von STEENSTRUP (1856) ganz allgemein, mithin auch für die Tetrabranchiaten als Hectocotylisation**) bezeichnet; Einzelheiten lassen sich für Orthoceras nicht angeben.

Die echten und die accessorischen (fraglichen) Nidamentaldrüsen von Orthoceras haben sich wohl wie bei Nautilus verhalten (Textfig. 15, 16), aber zu genaueren Angaben darüber sind wir nicht berechtigt (p. 74). Jedenfalls waren sie unpaar oder hingen doch median zusammen.

---

*) Hier gebe ich vielleicht Zustände wieder, die schon von der (spätesten!) gemeinsamen Stammform aller Cephalopoden verlassen waren; denn die besondere, selbständige und auch bei Dibranchiaten wiederkehrende, ectodermale, drüsige Differenzierung der Geschlechtsmündungen (Eileiterdrüse, Spermatophorendrüse) macht es wahrscheinlich, daß die vorderen Nierenporen schon bei dem gemeinsamen Vorfahren von ihnen abgelöst waren. Sie sind ja bei Nautilus gut erhalten und werden von den drüsigen Differenzierungen nicht berührt. Fassen wir die Figur als Übergang zu den Dibranchiaten auf, bei denen ja die vorderen Nieren verloren gehen, so bezeichnet N_2 vor allem die Geschlechtsöffnung.

**) Diese geht wahrscheinlich noch weiter zurück, da auch der Penis der Schnecken, wie bei den Diotocardien (Fissurella) nachweisbar, einen umgebildeten Kopffußanhang (Epipodialtentakel) darstellt. Wir können daher diese Begattungsorgane als homonom den Hectocotyli und Spadices ansehen. Darüber an anderem Orte!

Die Lebensweise von Protorthoceras ist wahrscheinlich der von Nautilus ähnlich gewesen. Protorthoceras dürfte ein ziemlich gut schwimmendes, aber gewöhnlich in der Nähe des Grundes und der Küste lebendes und auch für das Kriechen voll befähigtes Tier gewesen sein, das sich von Aas und kleineren und nicht allzubehenden Bewohnern des Grundes nährte*). Seine Schalenform befähigte zu rascher Flucht in gerader Richtung, dürfte aber beim Umwenden sehr hinderlich geworden sein, im Gegensatz zu dem gedrungenen Gehäuse von Nautilus, und ich sehe darin einen der ökologischen Anlässe für die spiralige Einrollung der Schale. Ein anderer ergibt sich aus der Stabilisierung der Körperhaltung, die damit verbunden war. Indem nämlich die Luftkammern über die Wohnkammer angeordnet wurden (Textfig. 9, 18), kam die Schale in ein stabiles Gleichgewicht, das bei Orthoceratiden fehlte. Wir erkennen somit in der Stufenreihe Orthoceras, Cyrtoceras, Gyroceras, Nautilus zugleich eine Anpassungsreihe und in der Gestalt des N. eine außerordentlich glückliche Lösung hydrostatischer und -dynamischer Probleme. Diese Auffassung wird einerseits durch die große Dauerhaftigkeit, anderseits durch die unendliche Variationsfähigkeit des Typus (in der Ammonoidengruppe) bestätigt.

c. DIE TYPISCHE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG

(Unsere Vorstellungen von der Entwicklung der Stammform)

Über die Entwicklung eines hypothetischen Tieres, in unserem Falle des Protorthoceras, etwas auszusagen, mag vermessen erscheinen, doch werden wir später noch zeigen, daß es durchaus möglich ist und wissenschaftlich begründet werden kann. Denn zu einem als naturwirklich vorgestellten Tiere gehört, wie wir früher (p. 11) feststellten, auch eine Ontogenese, und von dieser kann unter günstigen Umständen nach denselben Prinzipien vielerlei ermittelt werden, wie vom erwachsenen Wesen. Es handelt sich für uns eben darum, typische Vorzustände festzustellen, wie wir einen typischen Endzustand konstruiert haben.

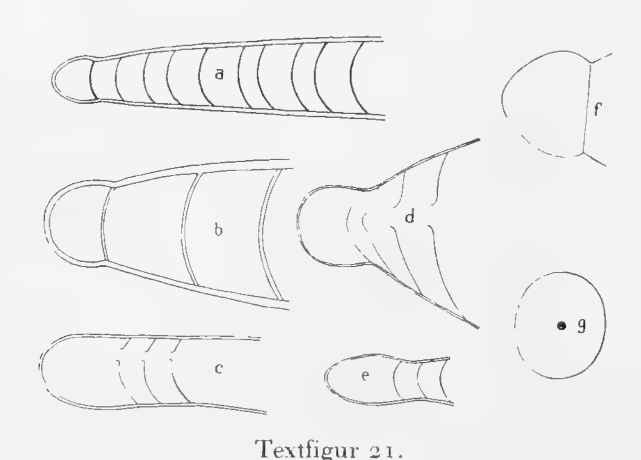
In unserem Falle liegen die sachlichen Vorbedingungen für die Ermittlung eines typischen Entwicklungsganges allerdings so ungünstig wie möglich. Denn von den frühen Stadien von Nautilus wissen wir nur soviel, wie aus der Größe der Eier sowie aus der älteren Schale zu lesen ist (Textfig. 8), die ja gleich den meisten Molluskenschalen ihre eigenen Vorzustände mit umschließt. Solche Stadien selber sind nicht bekannt. Von den Orthoceratiden kennen wir zwar den Bau der Jugendschalen, jedoch nur unvollkommen (Textfig. 21). Ausführliches Wissen steht mir dagegen auf dem Gebiet der Dibranchiatenentwicklung zur Verfügung, und hieraus läßt sich durch Verknüpfung mit dem eben Angedeuteten immerhin einiges gewinnen. (Vergl. hierzu auch Bd. 2!)

Wir nehmen an, daß Prot. wie alle Cephalopoden bereits als richtige Tintenschnecke, nicht als Larve ausschlüpfte. Denn Nautilus hat noch größere Eier als die meisten Dibranchiaten. Doch läßt es

*) Die Hypothese JAECKELs (1902), daß die Orthoceratiden Festsitzer gewesen seien, mag der Kuriosität wegen angeführt werden. Sie entbehrt jeder sachlichen Begründung, nachdem eine typische Embryonalkammer (POCTA 1902) bei ihnen nachgewiesen worden ist.

die postembryonale Entwicklung der letzteren nicht als ausgeschlossen erscheinen, daß manche Organe beim Ausschlüpfen noch nicht voll ausgebildet waren. (Wir sehen dabei ab von dem äußeren Geschlechtsdimorphismus, der den jüngsten Tieren durchweg fehlt, und von dem wir auch hier annehmen, daß er erst mit dem Herannahen der Geschlechtsreife auftrete.)

In der Ausbildung der Schale können wir uns auf die jüngsten Orthoceratiden-Gehäuse stützen (POCTA 1902). Jedenfalls müssen dort die Anfangskammer und der anschließende Teil der Schale als Wohnkammer schon beim Ausschlüpfen vorhanden gewesen sein.



Textfigur 21.

Längsschliffe durch junge Schalen von Orthoceras: a—e nach POCTA 1902, f, g nach CLARKE 1893. Man beachte die solid verkalkte, etwas verschieden geformte Embryonalkammer, die stets eine leichte blasige Auftreibung zeigt, ferner den ungleichen Öffnungswinkel, die nur zum Teil verkalkten und erhaltenen Siphonalduten, die ungleich distanzierten Septen. Formen wie d dürften kriechenden Tieren, die wie Schnecken lebten, oder pteropodenartigen schwimmenden, welche den Kopffuß nach unten wandten, angehört haben. Solche kurzkegelige Formen sind stets ganz klein. — f Seitenansicht, g erstes Septum. — Man vergl. auch BRANCO 1885. Bactrites ist ein Orthoceratide!

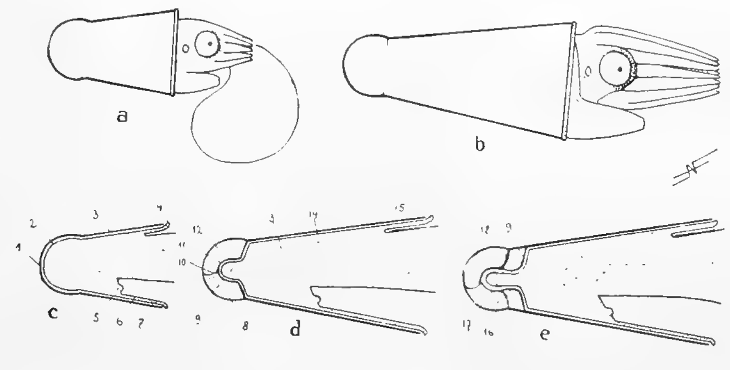
Wie Sipho und Prosipho entstehen, wissen wir nicht. Weder bei Nautilus noch bei Spirula ist davon etwas bekannt, und Sepia ist zu stark atypisch verändert, um unmittelbare Schlüsse zu erlauben. Jedenfalls wird der Prosipho bei der Ablösung des Schalenepithels von der Innenseite der Embryonalschale durch eine länger haftende Stelle gebildet. Dabei muß der Anfang des Sipho als Fortsatz des Hinterkörpers entstehen und schon vor der Bildung des ersten Septums erhärtende Schalensubstanz (freilich unverkalkte) absondern*), während im übrigen Gas**) in den entstehenden Spaltraum abgegeben wird. Damit liegen die Voraussetzungen für die Abscheidung des 1. Septums mit Anfangsblindsack des Schalensipho vor. Die Weiterentwicklung geschieht durch 1) fortwährenden oder mehr periodischen Anbau am freien Schalenrand (Ostracum), 2) Einlagerung von Verdickungsschichten (Hypostracum) vor und 3) von neuen Schalensepten mit Siphonalduten hinter dem Annulus,

*) Junge Stadien von Dibranchiaten (Bd. 2) lassen mich vermuten, daß die Embryonalkammer (oder der hinterste Teil des Weichkörpers) zuerst wesentlich Dotter enthält und allmählich geleert wird, wobei Gas an seine Stelle tritt.

**) Vielleicht wird dieser auch zuerst mit einer Gallerte wie bei Sepia-Embryonen (Band 2) gefüllt und diese später durch Gas ersetzt; ebenso bei den folgenden Luftkammern (vergl. APPELLÖF 1894).

nachdem das Hinterende des Tieres jedesmal um einen bestimmten Betrag in der Schalenröhre vorgerückt ist, wobei nur der Anfang des Sipho zurückbleibt, und 4) indem der Annulus selbst eine Wand und Septen trennende, ebenfalls dem Hypostracum zuzurechnende dünne Schicht absondert.

Die Arme könnten schon bei Prot. Heterochronien in der Entwicklung aufweisen, wie z. B. bei den Oegopsiden (s. diese), und damit wäre die weiterhin anzunehmende Reduktion der Armzahl vorbereitet; d. h. die Vermutung ist berechtigt, daß die jüngsten Tiere bei der Stammform erst wenige Arme hatten, während die anderen sich erst später entwickelten. Dieses Verhalten der Jugendformen hätte die allmähliche Verminderung der Mund- und Fangarme bei den Nachkommen (den Dibranchiaten) erleichtern können und ist bei der großen, wechselnden Armzahl von Nautilus (bis 70 Mund- und Fühler-, 30 Fangarme) und ihrem z. T. rudimentären Charakter sehr wahrscheinlich.



Textfigur 22.

Hypothetische Entwicklung der Orthoceratiden (etwa 6/1 nat. Größe). a) Embryo vor Bildung des 1. Septums; b) mit einer Luftkammer (Embryonalkammer); c) Hinterkörper von a im Medianschnitt; d) Hinterkörper von b im Medianschnitt; e) Bildung des 2. Septums und der zugehörigen Siphonaldute. 1 Apex der Schale (Anfangsblase); 2 Schalenepithel; 3 Kegelteil der Schale; 4 Mantelrand; 5 After; 6 Mantelhöhle; 7 Mantel; 8 Prosipho, sagittale Lamelle; 9 Fleischsipho; 10 Prosipho, Hauptpfeiler; 11 Anfangsblindsack des Sipho; 12 Embryonalkammer; 13 Weichkörper; 14 Schalenepithel; 15 Nackenscheibe; 16 zweite Siphonaldute; 17 erste Siphonaldute; 18 erstes Schalenseptum; 19 zweites Schalenseptum.

Auch in der Differenzierung der einzelnen Armorgane mag zuerst größere Einfachheit angenommen werden (p. 81). Zur Bildung einer Augengrube durch die hervortretenden Armpfeiler dürfte es wie bei den Dibranchiaten (Bd. 2) erst im Lauf der Entwicklung gekommen sein, vielleicht postembryonal. — Wesentlich ist in Textfig. 22 die Darstellung der typischen Schalenentwicklung, die für die Auffassung der erwachsenen Schale und ihrer Umbildung innerhalb der Tetrabranchiaten und Dibranchiaten maßgebend ist.

Die Abwandlung des typischen Cephalopodenbaues ist nach verschiedenen Richtungen zu verfolgen, von denen die hier allein zu behandelnden Dibranchiaten nur eine einzige darstellen, während die Vertreter der andern als Tetrabranchiaten zusammengefaßt werden.

II. KAPITEL

DIE UNTERKLASSE DER DIBRANCHIATEN

OWEN 1856

Inhalt: a. Diagnose. — b. Der typische Bau des erwachsenen Tieres. — c. Die typische postembryonale Entwicklung. — d. Die Abwandlung des Dibranchiatentypus.

a. DIAGNOSE

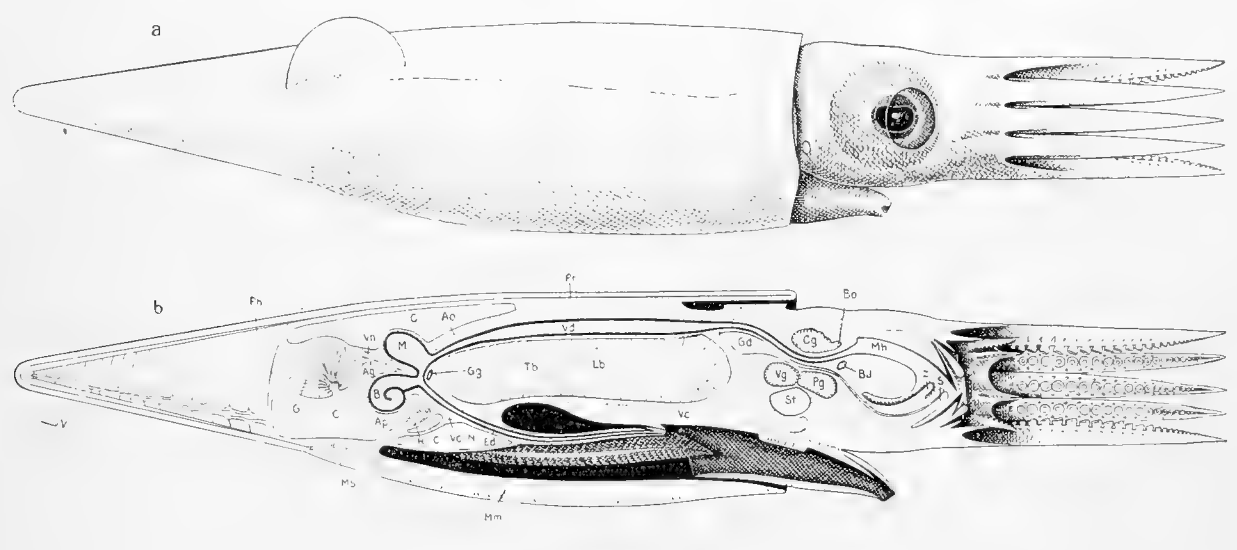
Cephalopoden (p. 77), bei denen die Schale, soweit vorhanden, im Innern des Körpers liegt, bedeckt von einer Schalenfalte und eingeschlossen in einen epithelialen Schalensack — bei denen die Stelle der ventralen Partie des primären Mantels und des entsprechenden Schalenteiles der Wohnkammerwand von einer mächtigen muskulösen Platte, dem »Muskelmantel«, eingenommen wird — bei denen nur 8—10 Fangarme ausgebildet sind, die wenigstens in der Jugend Saugnäpfe tragen — bei denen das Auge eine geschlossene Kapsel, versehen mit Irisfalte und Linse, darstellt und in eine »Orbitalkammer« eingebettet liegt, die offen oder durch eine durchsichtige Hautfalte (»Cornea«) verschlossen sein kann — bei denen nur ein Paar von Kiemen vorhanden ist, in deren Achse dorsal eine gesonderte »Kiemenmilz« liegt, welche dem größeren Teil ihrer Länge nach am Muskelmantel durch ein »Kiemenband« befestigt ist — bei denen das Trichterrohr in der ventralen Mittellinie durch Verwachsung der beiden Hälften solid geschlossen wird und im Innern teilweise von drüsigen Epithelflächen ausgekleidet ist (»Trichterdrüse«) — deren Haut typische Chromatophoren (helle und dunkle) enthält, die einen raschen Farbwechsel ermöglichen.

b. DER TYPISCHE BAU DES ERWACHSENEN TIERES

Als Urform der gesamten Dibranchiaten stellt sich mir ein Cephalopode dar, den ich als Protodibranchus bezeichnen will und von dem ich ein mehr oder weniger vollständiges Bild entwerfen kann (Textfig. 25). Diese Form ist in keiner lebenden oder fossil bekannten auch nur annähernd verwirklicht, und die Aufstellung gründet ihre wissenschaftliche Berechtigung lediglich darauf, daß die durch methodische Abstraktion ermittelten typischen Züge aller einzelnen Teile der Organisation lebender und fossiler Dibranchiaten ein durchaus vorstellbares Gesamtbild ergeben.

Den Habitus gibt Textfig. 25 wieder. Es handelt sich um ein schlankes Tier von der Größe der Figur, das als schwimmend und viel beweglicher denn die Tetrabranchiaten zu denken ist. Die Haut ist pigmentiert, das Pigment aber nicht wie bei Nautilus an gewöhnliche Zellen des Unterhaut-

bindegewebes gebunden, sondern an typische **Chromatophoren**. Dies sind bläschenartige große Zellen, die durch Vermittlung eines Strahlenkranzes radial ansetzender, kontraktiler Fasern sich flach ausdehnen oder durch Eigenkontraktion zusammenziehen können, womit ihre färbende Wirkung sich ändert. Es sind deren zweierlei zu unterscheiden, nämlich **helle**, gelbe, und **dunkle**, die ein rotes und dunkelbraunes Pigment in wechselnder Mischung enthalten. Durch kombinierte Wirkung beider Kategorien können verschiedene Töne und Zeichnungen zustande kommen, die übrigens einen mehr oder weniger stereotypen Charakter tragen und durch die Verteilung der Innervation bedingt sind. Sie haben nicht nur die Bedeutung von **Schutzfärbung** bzw. Deckfärbung, sondern auch die eines **Ausdrucksmittels**, das für das Zusammenwirken der gesellig in Schwärmen lebenden Tiere nötig ist. Völlig kontrahiert bilden die Chromatophoren winzige dunkle Punkte, die, aus der Ferne nicht sichtbar, die Färbung des Tieres nicht wesentlich beeinflussen, sondern die milchig durchscheinende Beschaffenheit des Fleisches hervortreten lassen.



Textfigur 25.

Konstruktion von Protodibranchus, der hypothetischen Urform aller Dibranchiaten. Oben Seitenansicht, unten Halbschnitt. Man beachte vor allem die Beziehung der nur von einer Hautfalte bedeckten Schale zum Muskelmantel (Mm), die Stellung der Flossen, die Form des Mantelrandes, des primären Augenlides, der Iris, die Anordnung und das gegenseitige Verhältnis der Arme, die Gruppierung der Näpfe auf Fang- und Mundarmen, das Verhalten der Außen- und Innenlippe, der Kiefer und der Radula. Ferner das Verhalten des Schalenmedianschnittes, der dorsalen und ventralen Partie der Mantelhöhle, des Trichterrohres. — Ph Phragmoconus; Pr Proostracum; G Hode; C Cölom; Ms Mantelseptum; Ap Aorta posterior; H Herz; Vc Vena cava; N Niere; Ed Enddarm; B Blinddarm; Ag Art. genitalis; Vn Vena genitalis; M Magen; Ao Aorta ant.; Gg Ganglion gastricum; Tb Tintenbeutel; Lb Leber; Vd Vorderdarm; Gd Giftdrüse; Vg „Visceral"- (Parietal-) Ganglion; St Statocyste; Cg Cerebral-, Pg Pedalganglion; Bo oberes, Bu unteres Buccalganglion; Mh Mundhöhle; Z Zunge; S Subradularganglion.

An der Gesamtwirkung des Apparates ist eine vorwiegend unter den Chromatophoren liegende »Flitterschicht« (Argentea) beteiligt, die gelbgrünes, rötliches, violettes und blaugrünes Licht reflektiert, was durch die senkrecht gestellten irisierenden Guaninplättchen in den Iridocyten bewirkt wird.

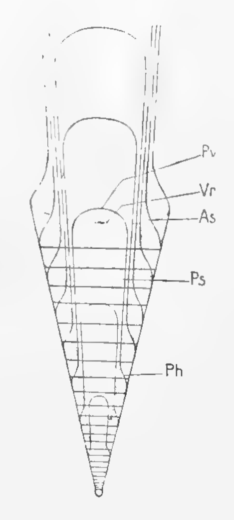
Wie bei allen Dibranchiaten ist die Schale eine völlig innere und von der dem Mantelrand entsprungenen »Schalenfalte« — nicht vom Mantel, wie man zu sagen pflegt — umwachsen (p. 54). Das primäre Schalenepithel (p. 52) und das sekundäre, d. h. das der Schale zugekehrte, ebenfalls ektodermale Epithel der Schalenfalte, bilden zusammen den völlig geschlossenen Schalensack, der sich der Schale dicht anschließt. Die vom primären Epithel erzeugten Gebilde sind der Tetrabranchiatenschale durchaus homolog und noch in hohem Maße ähnlich; ihnen fügen sich aber sekundäre Schalenteile hinzu, die durch das sekundäre Epithel außen auf die »primäre Schale« abgelagert werden. Sie dürften sich bei Prot. nicht über einen geschichteten, krustenartigen Überzug, der als »Scheide«, besser Periostracum bezeichnet wird (p. 52), erheben.

Der wesentliche Charakter, der dem ganzen Tier sein Gepräge aufgedrückt und ihm auch physiologisch, sowie ökologisch seine Eigenart im Vergleich mit den Tetrabranchiaten (Orthoceras) gibt, ist aber nicht die Innerlichkeit der Schale, noch die damit zusammenhängende Erwerbung sekundärer Schalenteile, sondern das hochgradige Zurücktreten des ventralen Schalenrandes, sowie des ihm anliegenden primären oder häutigen Mantels. Dieses Verhalten würde die Organe der Mantelhöhle frei zu Tage treten lassen, wenn die fehlenden Teile nicht durch ein neues Gebilde ersetzt wären, den Muskelmantel (p. 93). Die Schale von Prot. unterscheidet sich demnach, abgesehen vom Periostracum, von der eines Orthoceras durch das Fehlen der ventralen Begrenzung der Wohnkammer, während der dorsale Teil derselben erhalten geblieben ist und einen spatelförmigen Fortsatz der Wandung des kegelförmigen gekammerten Teiles darstellt. In üblicher Weise sei er, wie bei den Belemniten, als Proostracum, der gekammerte Abschnitt, d. h. die Gesamtheit der Luftkammern, als Phragmoconus und dessen Wand als Conotheca bezeichnet. Die Scheidewände sind uhrglasförmig nach hinten gewölbt, setzen sich in typische »Siphonalduten« fort, und zwar ist der Sipho stark dem ventralen Rande der Septen genähert. Während der Phragmoconus fast durchweg verkalkt ist, sind die vorderen und randständigen Teile des Proostracums weich und biegsam, da sie nur aus Conchyolin bestehen. Die hinteren Teile dagegen sind mehr oder minder verkalkt zu denken. Die eigenartige Bildung des Schalenrandes spricht sich, wie bei Mollusken allgemein, in den Zuwachslinien aus, welche die bei den Belemniten bekannt gewordenen Verhältnisse aufweisen und so erlauben, auch aus Bruchstücken die Form des Ganzen, speziell die des meist fehlenden Proostracums festzustellen.*) Die Belemniten sind aber typische Decapoden (Kap. 3) und weit spezialisierter als unser Prot., dessen Schalenmerkmale bei ihnen z. T. erhalten geblieben sind. Wir haben keinen Grund dazu, ein eigentliches, Belemniten-artiges »Rostrum« als gesonderten Teil des Periostracums schon den gemeinsamen Vorfahren der Octo- und Decapoden zuzuschreiben. Ihm entspricht zunächst einfach das Hinterende der Scheide, das mehr oder weniger spitz zu denken ist.

---

*) Von der Bildung des Proostracums, seiner Gliederung in Mittel- und Seitenplatten und dem Vorkommen von Asymptotenlinien gilt das, was wir für die Decapoden angeben, wohl schon hier (s. Textfig. 34 u. 47 sowie Kap. 3). Sicher festzustellen ist das nicht, weil die Octopoden keine Vergleichsmöglichkeit bieten, indem ihre Schalen völlig rudimentär sind (p. 13 u. 32).

Der Muskelmantel, ein Hauptorgan aller Dibranchiaten, stellt eine dicke Platte aus sich durchkreuzenden Muskelsystemen — im wesentlichen ein radiales und zirkuläres — dar, welche sozusagen die Wohnkammer des Tieres wieder ergänzt hat. Dies geschah im Laufe der Stammesgeschichte wohl allmählich, nämlich in dem Maße, wie die Wohnkammer durch das Zurücktreten des ventralen Schalenrandes unvollständig wurde (Textfig. 24). Der Muskelmantel inseriert demnach primär am Schalenrand, d. h. ventral am Rande der Conotheca, dorsal am Proostracum. Seine physio- und ökologische Bedeutung ist vor allem die eines Bewegungsorganes, indem seine rhythmischen Zusammenziehungen die Mantelhöhle erweitern und verengen (p. 83). Das Wasser wird bei der »Diastole« am Mantelrand entlang eingesogen, bei der »Systole« durch das Trichterrohr wieder ausgestoßen. Der Trichterapparat wird dabei zu einem mehr passiven Bewegungsorgan, ohne jedoch



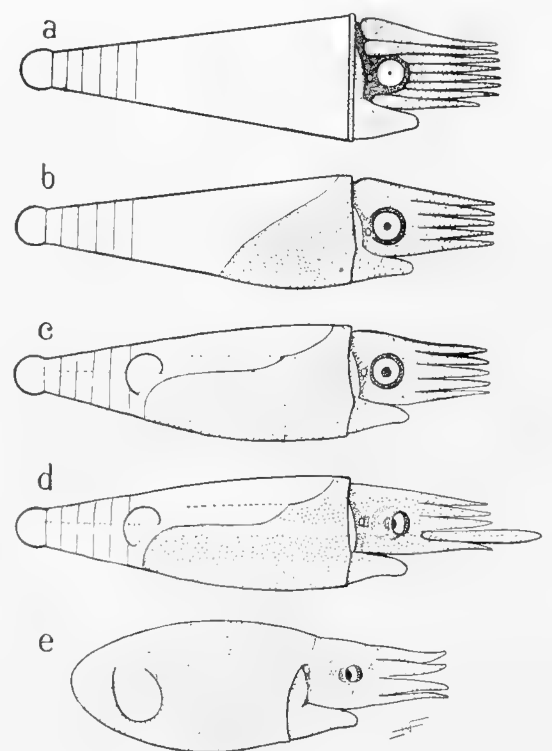
Textfigur 24.

Phragmoconus und hinterer Teil des Proostracums eines typischen Dibranchiaten (Belemniten) von oben, schematisch. Wo die Zuwachslinien ins Proostracum umbiegen, entstehen durch ihre Annäherung, zwischen den punktiert angedeuteten feinen Längslinien am Phr., Asymptoten, die Hyperbelstreifen, die aus der Conothek einen Keil herausschneiden. Die Zuwachslinien in dieser Zone lassen auch beim Fehlen des Pro. die Feststellung seiner Form zu. Ph Phragmoconus; Ps Proostracum eines Jugendstadiums; Po sein Vorderrand; As Asymptote; Vr Ventralrand der Conothek (verdeckt).

seine eigenen Kontraktionen ganz aufzugeben. Ebensowenig hören die Kopffußretraktoren auf, bei der Bewegung mitzuwirken; ein rhythmisches Zurückziehen des ganzen Kopffußes beim Schwimmen kann man auch bei vielen Dibranchiaten sehr deutlich beobachten. Vielmehr wird dieses durch die Ausbildung mächtiger Trichterretraktoren (p. 86 u. 99) noch unterstützt.

Über die Art, wie man sich die Entstehung des Muskelmantels vorzustellen hat, gibt Textfig. 22 Aufschluß, die einen Übergangszustand darstellt, aus dem klar wird, daß dieser Mantel nur der abgeänderte freie Rand des primären oder Hautmantels ist. Man könnte glauben, er sei, da er ja topographisch die Stelle des letzteren einnimmt, diesem homolog, nur eine Modifikation davon, aber daß dies nicht richtig ist, habe ich schon früher (NAEF 1913, Fig. 26) dargetan. Da nämlich der ventrale Schalenrand der Dibranchiaten (mit gut entwickelter Schale) dem der Tetrabranchiaten homolog zu setzen ist, so ist die äußere Grenze des primären Mantels, d. h. das Schalenepithel, bei Protodibranchus in der Wand des Schalensackes zu suchen, wie man sich bei einem sorgfältigen Vergleich der Textfigur 19 mit 23 leicht klar macht (s. auch Textfig. 9). Die innere aber scheint mindestens zum Teil in die Haut des Abdominalkomplexes übergegangen zu sein, wofür besonders die Lage der

Nidamentaldrüsen spricht. Ihr morphologischer Ort*) liegt nämlich bei den Dibranchiaten da, wo die Venae pall. post. aus dem Nierensack austreten (Textfig. 35). Diese Stelle liegt nun bei Nautilus am Ansatz des Mantels (Textfig. 20, vergl. NAEF 1913), so daß die Nidamentaldrüsen durchaus auf dem Mantel liegen, bei den Dibranchiaten ist sie aber auf den Analkomplex verschoben. Es ist daher nicht ganz unbegreiflich, daß auch die Nidamentaldrüsen diese Verschiebung mitgemacht haben. Jedenfalls aber muß die Stelle, wo sie liegen, als homolog dem sie bei Nautilus tragenden Teil der inneren Mantelhaut angesehen werden, die mit dem Rudimentärwerden des primären Mantels hierher verlagert wurde.



Allgemeine Orientierung über die Ableitung (Phylogenie) der Dibranchiaten. Dargestellt sind (schematisch) 5 ideale (hypothetische) Jugendstadien: a. Orthoceras. b. Übergangsform. c. Protodibranchus. d. Protodecapus. e. Protoctopus. Man verfolge die Abänderung des Armapparates, die Bildung der Orbita und des Primärlides, das bei Protodibranchus hier noch weit offen gedacht ist. Vor allem ist die Entstehung des Muskelmantels aus dem Rand des primären Mantels und die allmähliche Verdrängung der Schale durch dieses Organ, die bei Octopoden ihr Extrem erreicht, ins Auge zu fassen.

Textfigur 25.

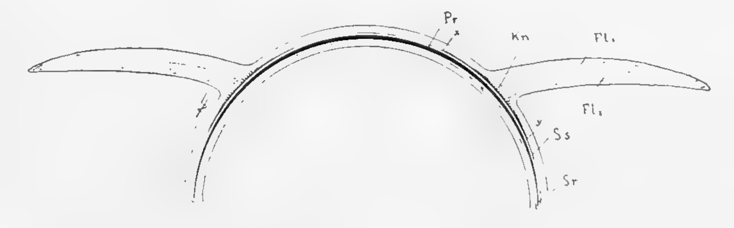
Der Muskelmantel der Dibranchiaten ist also eine Neubildung, entstanden aus dem äußersten Rande des primären oder »Hautmantels«; der letztere aber ist samt der anliegenden Schalenpartie rudimentär geworden, und seine Reste finden sich an verschobenen Stellen wieder.

Solche Reste des primären Mantels sind bei Protodibranchus auch an anderen Stellen vorhanden, nämlich überall da, wo die Schale vom Rücken her noch über die Mantelhöhle hinweggreift. Das gilt besonders vom vordersten Teil des Proostracums, unter das die Mantelhöhle weit hinein reicht, d. h. bei den Nackenscheiben (Textfig. 19 u. 25), sowie in geringen Randteilen des Proostracums, die über die Zone hinausragen, in der die Weichteile befestigt sind, z. B. hinter den Kiemen (Textfig. 35 Mp, vergl. Loligo).

*) „Morphologischer Ort", d. h die topographische Beziehung zu den primär und unmittelbar benachbarten Organen. Sie braucht nicht gestört zu werden, wenn ein ganzer Komplex umgelagert wird, und doch wird dabei der tatsächliche „Ort" des Gebildes ein anderer.

Der freie Rand des Muskelmantels zeigt ventral einen leichten breiten Ausschnitt für das Trichterrohr, dem er sich anschmiegt, seitlich einen noch unbedeutenderen für die Trichtertasche. Der enge Kontakt mit dem Trichterapparat, der sich hier auswirkt, dürfte von Anfang an eine Bedeutung für die Entwicklung des Muskelmantels gehabt haben. Denn schon bevor die Mantelhöhle durch den entstehenden muskulösen Mantelrand (Textfig. 20 b) ausgiebig verengt werden konnte, dürfte dieser die Rolle des Trichters wohl unterstützt haben durch Verbesserung des Mantelspaltenschlusses und Verstärkung der Trichterkontraktion. Letztere konnte direkt erreicht werden durch aktive Verengerung der Mantelöffnung, indirekt durch dadurch ermöglichte ausgiebige Kontraktion des Trichterapparates selbst.

Protodibranchus hat ein Paar kleine rundliche Flossen, die außen auf der Schale zwischen Conothek und Proostracum befestigt sind (Textfig. 25). Sie sind etwas verschiebbar nach vorn und hinten, oben und unten, und diese Beweglichkeit, durch besondere Muskeln geregelt, beruht auf gelenkiger Verbindung mit der Schale (Textf. 25). Sie sind nämlich an dem glatten, durch eine Knorpelschicht versteiften Schalenepithel befestigt, so daß eine Art von Gelenkkapsel entsteht, dargestellt durch den benachbarten Teil des Schalensackes. Auf der Schale als Gelenkfläche gleitet der Flossengrund, durch



Textfigur 26.

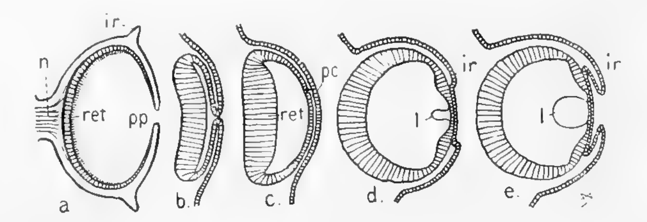
Schematischer Querschnitt durch den Hinterkörper von Protodibranchus, in der Gegend des Übergangs von Proostracum und Conothek. (Vergl. Textfig. 41, nach der die Figur zu ergänzen ist). Der Flossenknorpel, der den Flossengrund versteift, ist mit dem äußeren Epithel des Schalensackes verbunden. Dieses gleitet mit der zwischen x und y liegenden Partie auf der Schale als Unterlage. (Bei den höheren Dibranchiaten schnürt sich embryonal eine entsprechende Partie vom Rest des Schalensackes ab, s. dort. — Sr Schalenrand; Ss Schalensack; Fl_1 und Fl_2 Flossenmuskulatur; Kn Flossenknorpel; Pr Proostracum.

besondere Hautmuskeln bewegt, hin und her.*) Im übrigen vermögen sie durch abwechselnde Kontraktion einer oberen und unteren Schicht transversaler (vertikaler) Muskeln nach oben und unten zu schlagen und so zur Erhaltung des Gleichgewichtes zu dienen. Die Flossen sind Differenzierungen der Schalenfalte, wie sich aus der Entwicklung (Band 2) ergibt, und ihre primäre Stelle (morphol. Ort) ist die Außenseite der Schale da, wo das Proostracum in die Conothek übergeht. Dort treten nämlich die sie versorgenden Äste der Vena pall. post. in die Schalenfalte über.

Die Augen sind auch hier sehr groß, stehen seitlich am Kopf und sind etwas nach vorn gerichtet. Sie sind viel weiter fortgeschritten als die von Nautilus (und Protorthoceras). Denn die Augen-

*) Für die Begründung dieser Annahme vergl. man Kap. 3 sowie die Darstellung der Entwicklung in Band 2 des 1. Teiles und im 2. Teil dieses Werkes.

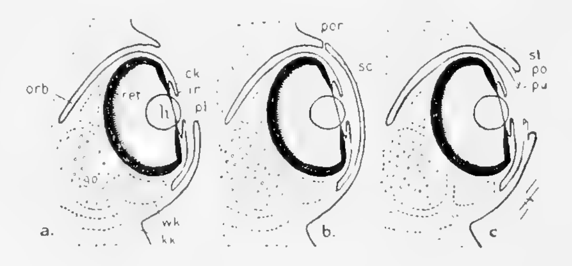
kammer ist geschlossen, die Ränder des primären Sehbechers verwachsen, so daß an seiner Stelle eine doppelte Epithellamelle (»Corpus epitheliale«) liegt, welche die Linse erzeugt und trägt (Textfig. 27). Diese ist kugelig und besteht aus zwei ungleichen Abschnitten (Textfig. 28), von denen der äußere kleiner ist und später gebildet wird. Beide sind durch das Corpus epitheliale getrennt, dessen anliegende Schicht für jeden den Mutterboden darstellt. Im Umkreis des äußeren Linsensegmentes erhebt sich



Textfigur 27.

Entwicklung des (rechten) Cephalopodenauges in schematischen Frontalschnitten. a) Nautilus. Man beachte den Stiel mit den Sehnerven (n), die in Wirklichkeit mehrschichtige Retiua (ret) mit den dem Licht zugewandten Stäbchen, die primäre Pupille (pp) und die im weiten Armkreis stehende Ringfalte (ir), die vielleicht der Iris der Dibranchiaten entspricht. b—e) Typische Stadien des embryonalen Sepiaauges. Die Augenkammer schließt sich völlig. Die später verdünnte doppelte Epithellamelle (pc) an Stelle der primären Pupille liefert die Linse (l), von der zunächst nur das innere Segment gebildet wird. (Vergl. die Darstellung der Entwicklung im 2. Band.) Im engen Umkreis der Linse entsteht die Irisfalte (ir). Der so gebildete Augapfel (e) ist dem Nautilusauge darin vergleichbar, daß er aus dem Kopfe herausragt und beim Embryo auf einem mehr oder weniger deutlichen Stiele sitzt, der nur deshalb viel dicker ist, weil er mächtige Organanlagen enthält, die bei Nautilus nicht in ähnlicher Ausbildung vorhanden sind. (Augenganglion, Weißer Körper, s. Textfig. 28.)

als Ringfalte die »Iris«, die sich an dasselbe anlegt, und deren Öffnung ein »sekundäres Sehloch« bildet. Die Irisfalte ist ringsum nicht gleich breit, sondern der obere Rand scheuklappenartig vergrößert; der untere kommt der Klappe leicht entgegen, so daß eine etwa bohnenförmige Pupille (Textfig. 52) entsteht. Die Iris ist aber sehr kontraktil und kann die Pupille beträchtlich verengen oder



Textfigur 28.

Frontalschnitte durch das rechte Auge verschiedener Dibranchiaten (schematisch). a) Typische Form (bei den Oegopsiden verwirklicht). Die Augenhöhle (orb) ist weit offen, der Hinterrand ihrer Öffnung (pl) kann als „Primärlid" über die Linse schützend weggezogen werden. Dieser Schutzverschluß wird ein dauernder bei Loligo (b), wo die primäre Lidfalte zur Cornea (sc) wird und die Orbita nur noch durch einen engen Porus (por) mit der Außenwelt kommuniziert. Bei Octopoden (c) [s. dort] kompliziert sich der primäre Lidrand, während im Umkreis desselben eine sekundäre Lidfalte (sl) auftritt. go Ganglion opticum; wk Weißer Körper; po Primärer Ober-, pu Primärer Unterrand des Primärlids, bei Octopoden übereinandergreifend.

erweitern. — Die ganzen, vom festgewachsenen Grunde aus (Textfig. 27, 28) frei vorstehenden Augen sind in tiefe Gruben eingelassen, über denen sich eine Ringfalte bis auf eine mäßig weite Öffnung zusammenzieht. Der Rand der letzteren ist aber mit einer Ringmuskulatur versehen und kann zum Schutz des Organs bis auf eine feine Öffnung verschlossen werden. Da die so beschaffene »primäre Lidfalte« durchscheinend, ja über der Linse völlig durchsichtig ist, so vermindert sich dabei die Sehschärfe nur unbeträchtlich.

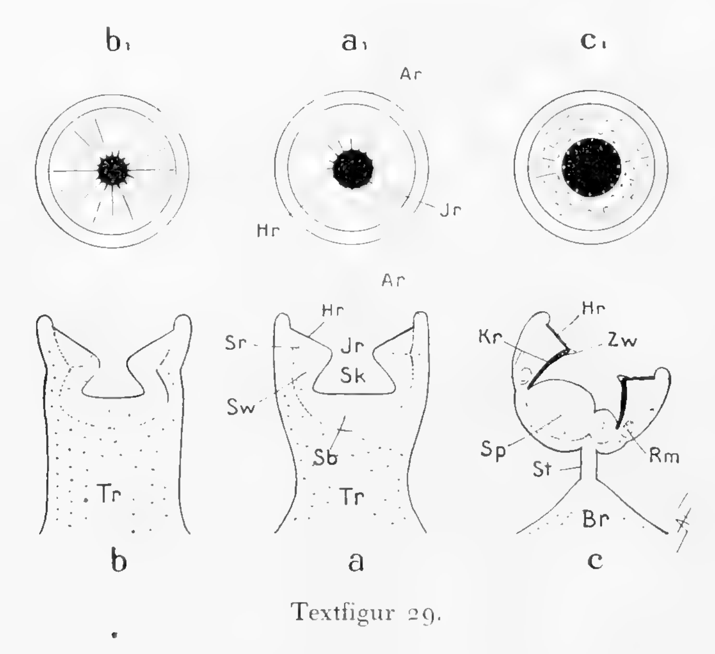
Hinter dem Auge finden wir eine rundliche flache Papille, das »Riechorgan« (s. p. 82).

Als ein Derivat des Armapparates ist die schützende Umhüllung des Auges, d. h. die Wand der Augengrube und die primäre Lidfalte aufzufassen. Dies lehrt uns einerseits der Vergleich mit Nautilus (Textfig. 7) oder Protorthoceras (Textfig. 19), wo das Auge von den ellbogenartig auswärts gestemmten Armbasen oder »Armpfeilern«, die rückwärts auf den Kopf zurückgreifen, umstellt ist (p. 61). Anderseits wird diese Auffassung durch die Entwicklungsgeschichte der Dibranchiaten begründet (vergleiche Band 2), wo zunächst ebenfalls gesonderte Armpfeiler das Auge umgeben, durch deren Verschmelzung sich später der geschlossene Ringwall (»primäre Lidfalte«) wesentlich bildet (Textfigur 35 b zeigt noch diese Zustände bei den Tetrabranchiaten). Immerhin kann schon hier angedeutet werden, daß die dem Auge von oben, vorn und unten zugewandten Kanten der Armpfeiler, aus denen der Primärlidrand hauptsächlich hervorgeht, auf der hinteren Seite durch eine selbständig aus der Kopfhaut hervorgehenden Hautfalte ergänzt werden, welche die freien Hinterenden dieser Kanten verbindet. Diese Falte trennt das Riechorgan vom Auge, so daß dieses außerhalb der Orbita zu liegen kommt, während es bei Nautilus innerhalb der (demnach nur partiell homologen) Augengrube (Textfiguren 7 und 19, p. 61) liegt. Im Zusammenhang mit dieser Bildung des Primärlids verschmelzen die Armpfeiler auch in ihren übrigen Teilen (Band 2) und bilden so eine gleichmäßige »Kopfscheide« (p. 65), die ihre Zusammensetzung aus Teilen einzelner Armorgane beim Erwachsenen nicht mehr verrät, sondern einfach die muskulöse Unterhautschicht des Kopfes darstellt (Textfig. 33 a).

Der Kopf von Protodibranchus trägt im äußeren Kranz mindestens 10 kräftige Fangarme von annähernd gleicher Ausbildung und Länge. Jeder hat eine Reihe von schüsselförmigen Saugnäpfen, die vom Grund an zunächst an Größe leicht zunehmen, dann gegen die Spitze hin allmählich so klein werden, daß die letzten nicht mit dem bloßen Auge unterschieden werden können. Jederseits von den Näpfen findet sich eine Reihe von kleinen beweglichen Fortsätzen oder Tastern, die mit den Näpfen regelmäßig alternieren, so daß sie in Paaren stehen (Textfig. 12). — Der Querschnitt der Arme ist etwa vierkantig, so daß man eine Außen-, eine Innen- und zwei Seitenflächen unterscheiden kann. Die Innenfläche wird durch die Tasterreihen begrenzt; an die die Außenfläche begrenzenden Kanten setzen sich die »Schirmhäute« an. Dies sind Hautfalten, welche die Arme untereinander verbinden und in ihren Rändern einen muskulösen Strang aufweisen, der gegen die Armspitzen hin in den Außenkanten verstreicht. Durch Ausbreitung der Arme und Kontraktion der Randmuskeln müssen die Hautfalten stark vergrößert und wie die Teile eines Regenschirmüberzugs ausgespannt werden. Dabei können sie die Beute umhüllen und sich wie ein Beutel darüber zusammen-

ziehen. Diese ist dann in einen engen Raum eingeschlossen, in den das Sekret der Gift-(Speichel-) drüsen entleert wird, das nun die Beute rasch lähmt.

Die Saugnäpfe von Protodibranchus sind denen der Octopoden ähnlich zu denken, deren einfacher Bau unzweifelhaft als primitiver Charakter aufzufassen ist (Textfig. 29, Taf. 13). Sie sitzen nicht direkt auf der inneren Armfläche, sondern erhalten durch Verlagerung auf einen beweglichen Träger einen größeren Aktionsraum. In der Aufsicht erscheinen sie kreisrund, und man kann in der Umgebung der Öffnung, welche in die »Saugkammer« führt, 2 Zonen unterscheiden: den »Haftring« und den »Randring«. Der letztere ist weich und schmiegt sich momentan den berührenden



Textfigur 29.

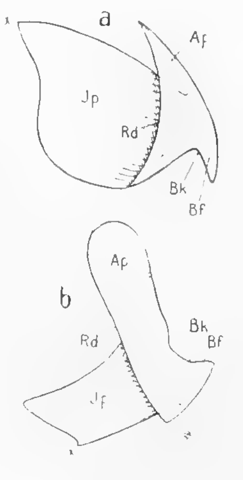
Morphologie der Saugnäpfe von Dibranchiaten. Medianschnitt (unten) und Aufsicht (oben) typischer Näpfe von Protodibranchus (a), Protodecapus (b) und Protoctopus (c). — Ar Randring; Hr Haftring; Jr Kammerrand; Tr Träger; Sr muskulöse Wandschicht des Haftrings, Sw der Seitenwand, Sb des Kammerbodens; Sp Saugpolster; St Stiel; Br Basalpolster; Rm Ringmuskel; Kr Chitiniger Kammerring; Zw Chitinzähne auf dem Kammerrand.

Gegenständen an; der Haftring ist derb, mit radialen, feinen Einkerbungen versehen und springt gegen die Kammeröffnung mit stumpfer Kante vor. Die Saugkammer erweitert sich von der Öffnung gegen den Grund hin etwas, und ihr Boden ist verdickt (»Saugpolster«). Saugkammer (»Saugpolster« und »Wandring«) und Haftring haben mächtige muskulöse Wandungen mit vorwiegend radial stehenden Fasern, durch deren energische Kontraktion der Hohlraum erweitert und die Wand versteift wird. Beim Ansaugen schmiegt sich der Haftring, der sonst trichterförmig nach innen abfällt, dem erfaßten Gegenstand völlig an, so daß der Kammerrand ihn ebenfalls berührt.

Der Randring tritt vor allem beim Erfassen eines Gegenstandes in Tätigkeit, indem er die erste leichte Adhäsion vermittelt. Später verhindert er vielleicht das Eintreten des Wassers zwischen Haftring und festgehaltenem Körper. Die Ablösung erfolgt durch Wirkung von besonderen Ringfasern in der Umgebung des eigentlichen Saugnapfes.

Innerhalb des äußeren »Fangarmkranzes« findet sich der »Mundarmkranz«, dessen (wenigstens) 8 Organe ebenfalls Saugnäpfe tragen, die aber sehr viel zarter als die Fangarme und beinahe rudimentär sind. Auch die Mundarme sind zwischen den Basen schirmartig durch Hautfalten verbunden, die die Umfassung von Beuteteilen ermöglichen, während diese der Aktion von Kiefern, Giftdrüsen und Radula ausgesetzt werden. Wir nennen diese Hautfalten Buccalhäute, die Mundarme auch Buccalpfeiler und den ganzen Armkranz Buccaltrichter.

Der Mund wird, wie bei den Tetrabranchiaten, von Außenlippe und Innenlippe begrenzt. Aus letzterer können die Kiefer und beim Öffnen dieser auch die Radula hervorragen und hervorgestreckt werden. Die Kiefer von Protodibranchus unterscheiden sich von denen des Nautilus vor allem durch ihre größere Zartheit; dies gilt sowohl von ihren Außen- und Innenplatten als auch von den Beißkanten und Spitzen. Letztere sind nicht von einem kalkigen Überzug bekleidet, sondern rein aus chitinartiger Substanz aufgebaut. Die »Seitenflügel« des Unterkiefers (Textfigur 30, Ap) sind viel schmäler als bei den bekannten fossilen und recenten Tetrabranchiatenschnäbeln, und ihre Innenplatte



Typische Kiefer von Protodibranchus im Profil. Der Oberkiefer (a) ist nicht besonders von dem des Nautilus (Textfig. 13) verschieden. Am Unterkiefer (b) beachte man die kräftige Innenplatte (Ip) und die ziemlich schmalen Seitenflügel der Außenplatte (Ap). Bk Beißkante; Bf Beißfortsatz; Rd Hinterrand der Außenplatte.

Textfigur 30.

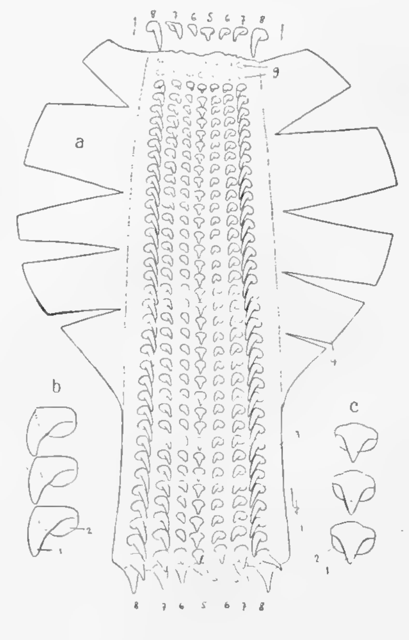
reicht nach hinten weit über den Rand der Außenplatte hinaus. Sie zeigt median eine stumpfe Kante und bildet eine kurze offene Rinne. Die Innenplatte des Oberkiefers stellt einen schmalen Gewölbebogen dar.

Die Radula ist dem Plane nach wie bei den Tetrabranchiaten gebaut, jedoch sind die Zähne jeder Querreihe von 13 auf 9 vermindert (Textfig. 14), während die mittleren 3 Zähne jeder Reihe (Raspelzähne) insofern komplizierter geworden sind, als sie neben der Hauptspitze 1 bezw. 2 Nebenspitzen tragen. Nach Wegfall der intercalaren und paramedialen (p. 67) Reihe sind demnach übrig geblieben: jederseits 1 Reihe von Marginalplättchen, jederseits 2 laterale Reihen von Bürstenzähnen, jederseits 1 submediale Reihe von Raspelzähnen und 1 mediale von ebensolchen. Eine ganze Radula, wenn auch im einzelnen nicht von typischem Charakter, stellt Textfigur 31 dar.

Der Trichterapparat besteht wie bei den Tetrabranchiaten aus Nackenscheibe, Trichtertaschen und Trichterrohr. Dieses hat aber nicht mehr die Dütenform wie bei Nautilus und Prot-

orthoceras, vielmehr sind die beiden »Trichterlappen«, die sich bei diesem frei übereinanderlegten, median zu einem Rohr verwachsen. Damit ist der Spielraum für die Erweiterung des Innenraumes gewiß vermindert und eine mehr passive Rolle (p. 84) gegeben. Dafür ist aber durch den Muskelmantel, d. h. Erweiterungs- und Verengerungsfähigkeit der Mantelhöhle selbst, reichlich Ersatz ge-

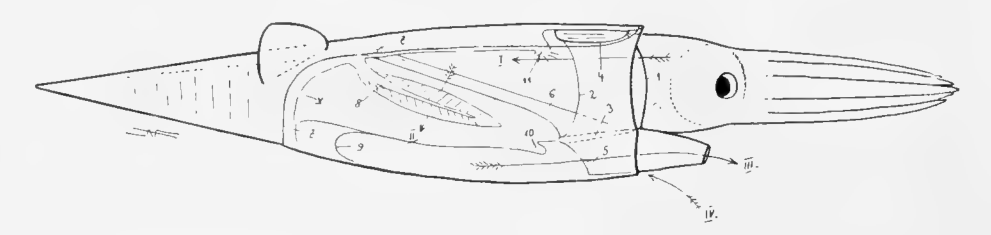
Radula von Sepia Orbignyana. 10/1.



a) Die Radula ist von der Zunge durch Maceration (Fäulnis) abgelöst, auf einem Objektträger ausgebreitet und getrocknet. (Nur so bekommt man brauchbare Präparate). An die Hauptplatte 3 schließen sich im vorderen Teile die Seitenplatten (4). Diese müssen eingeschnitten werden, um sie eben ausbreiten zu können, denn die von ihnen eingenommene Partie wölbt sich über den Zungenfortsatz (Textfig. 23), dessen Flanken die Seitenplatten einnehmen. 5—8 sind die der Hauptplatte aufgesetzten Zähne. c) Einige Zähne der Mittelreihe, b) solche der zweitäußersten rechts. Man unterscheidet an ihnen Basalplatte (2) und Zahnfortsatz (1). — Die 7 Zahnreihen enthalten mediale Raspelzähne (5), submediale Raspelzähne (6), innere (7) und äußere (8) Bürstenzähne. (Die Marginalplättchen, Textf. 14, fehlen den Sepioidea.) Bei 9 sind die Narben der abgefallenen Zähne des distalen umgebogenen Endes der Radula (Textfig. 23) sichtbar, am anderen Ende noch weiche, eben erst angelegte Zähne. Die Figur gibt also nicht ganz das typische Verhalten wieder, wenigstens in der speziellen Ausbildung der Zahnreihen, aber die allgemeine Anordnung entspricht dem fast durchgängig beobachteten typischen Verhalten der Dibranchiaten.

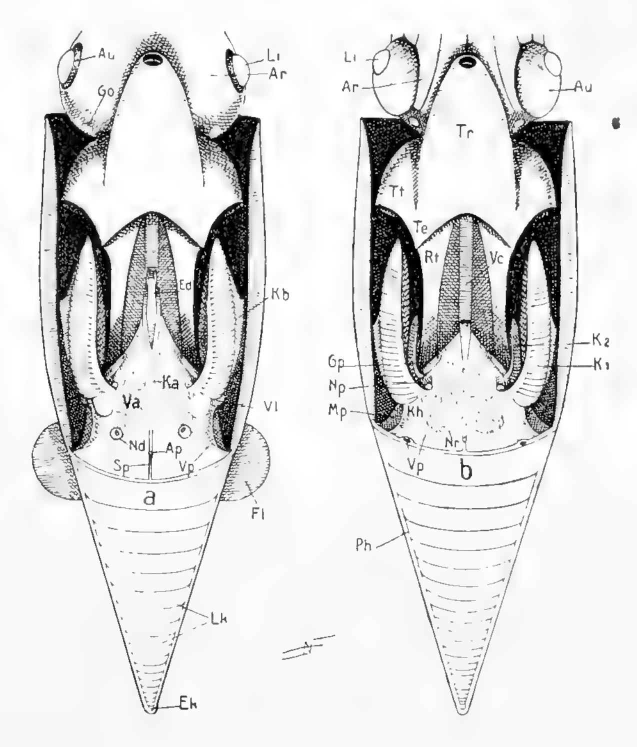
Textfigur 31.

schaffen und an Stabilität des ganzen Mechanismus viel gewonnen. Im gleichen Sinne wirken die Trichterretraktoren (Textfig. 35 Rt), die sich viel mächtiger entfaltet haben und nun, mit den Kopffußretraktoren im hinteren Teil vereinigt, die Schale erreichen. Dies geschieht in der Gegend des Überganges vom Proostracum zur Conothek, etwa da, wo auf Textfigur 34 die Bezeichnung Sp



Textfigur 32.

Schema zur Erläuterung des Schwimm- und Atemmechanismus der Dibranchiaten. Die Pfeile bezeichnen den Verlauf des Wasserstroms bei den Pulsationen des Mantels: Eintritt ventral zwischen Trichterrohr und Mantelrand (IV), seitlich zwischen Trichtertaschen und Mantel (I), Übergang aus der latero-dorsalen zur ventralen Mantelhöhlenpartie medial von der Kieme, diese bespülend (II), Austritt durch das Trichterrohr (III). — 1 Vorderrand, 2 Hinterrand der Trichtertasche; 3 am Mantel adhärierender Teil des Trichters (Trichterhafte); 4 Nackenscheibe; 5 Hinterrand des Trichterrohrs; 6 Trichterretraktor; 7 sein Ansatz an der Schale; 8 Kieme; 9 Vorderrand des Mantelseptums; 10 Afterpapille; x Tiefe der Mantelhöhle; z Rand der Conothek (Ansatz des Muskelmantels).



Textfigur 33.

Morphologie des Mantelhöhlensitus der Dibranchiaten. a) Situs von Protodibranchus in normaler Lage, nach Entfernung des ventralen Teiles des Muskelmantels dargestellt. Man beachte zunächst den runden Kopf mit den offenen Primärlidern und den vortretenden Augenlinsen, sowie den ovalen Riechtuberkeln (Go) — dann den Trichterapparat, nämlich Trichterrohr und Trichtertaschen, den Ursprung der Trichterretraktoren von der beide trennenden Scheidewand („Trichterseptum") und ihren Verlauf nach dem seitlichen Schalenrand — dann die Kieme, ihre Heftung (Kb) am Mantel und die Lage der Nieren und Geschlechtspapillen an ihrer Wurzel, den Verlauf der Vena cava und die Lage der charakteristisch gebauten Afterpapille (Ed) — endlich die Position der Nierensäcke mit den durchscheinenden Venenanhängen (Va), den Verlauf des Musculus rectus abdominis (Ka) und der Venae (Vp) und Arteria pallialis post. (Ap), sowie die Stellung der Kiemenherzen und der Venae pall. lat. (Vl) — die Ausbildung eines Septum pall. med. (Sp) durch verkürzten Übergang der Art. pall. post. in den Muskelmantel. — b) Schematische Figur zur Erläuterung der vorigen und Erleichterung des Anschlusses an die Verhältnisse bei den Tetrabranchiaten (Textfig. 20). In derselben ist noch eine rudimentäre obere (vordere) Kieme (K_2) eingezeichnet, der After noch in einer Übergangsposition dargestellt, ebenso die Venae und Arteria pallialis post.; Flossen fehlen noch. Am Kopf ist die Bildung der Orbitalhöhle noch unvollständig, ein eigentliches Lid fehlt, doch sieht man die „Armpfeiler" (Ar) sich zur Bildung desselben anschicken. Eine derartige Übergangsform („Praedibranchus") ist zuverlässig nicht konstruierbar, da wir nicht wissen können, in welcher Reihenfolge die zwischen Orthoceras und Protodibranchus anzunehmenden tiefgreifenden Veränderungen aufgetreten sind. Die Figur hat also lediglich instruktiven Wert, ebenso wie Textfig. 20 b. Ob sich gleichzeitig die verschiedenen Übergangsmerkmale zusammengefunden haben, ist mehr als zweifelhaft. — Au Auge; Go Riechorgan; Li Linse; Ar Armbasen, mehr oder weniger verschmolzen zur „Kopfscheide" (p. 65); Tr Trichterrohr; Tt Trichtertaschen; Te Trichterecke; Rt Trichterretraktor; Vc Vena cava; Ed Enddarm; Ka Musc. rect. abdominis; Va Venenanhänge; Nd Nidamentaldrüsenanlage; Ap Art. pall. med.; Sp Mantelseptum; Vp Vena pall. post.; Fl Flossen; Vl Vena pallialis lat.; Kb Kiemenband; Lk Luftkammern; Ek Embryonalkammer (auf der linken Figur verpfuscht); Ph Phragmoconus; Nr Nierensackrand; Kh Kiemenherz; Mp ein erhaltener Rest des primären Mantels; Np Nierenpapille; Gp Geschlechtspapille; K_1 ventrale, K_2 dorsale (den Dibranchiaten fehlende) Kieme.

steht. Am Ursprung der Retraktoren, d. h. an der Stelle des Trichterseptums, springt der Hinterrand des Trichters in Form der »Trichterecken« (Textfig. 35 Te) nach hinten vor. Diese Ecken greifen, indem sie sich leicht ventralwärts biegen, in flache Vertiefungen des Mantels und dienen so auch ihrerseits zur Verfestigung des bewegenden Mechanismus.

Im Trichterrohr liegt das Trichterorgan oder die Trichterdrüse, d. h. drei große Flecken modifizierten, polsterartig erhobenen Epithels, die zusammen eine mächtige Schleimdrüse bilden. Textfigur 25 zeigt den oberen medianen Fleck angeschnitten. Von der getroffenen Stelle aus greift er mit zwei Schenkeln jederseits gegen die innere Trichteröffnung zurück; die beiden andern Teile finden sich jederseits als ovale Polster, die von der seitlichen auf die ventrale Partie des Trichterrohres übergreifen (Tafel 7, Fig. 2).

Die Organe der Mantelhöhle werden bei Dibranchiaten am besten in natürlicher Lage studiert, wenn man die ganze Ventralpartie des Muskelmantels entfernt. Textfig. 33 (35) zeigt diese Operation für Protodibranchus ausgeführt. Dabei ist hinten der Muskelmantel bis zur Insertion am Rande der Conothek entfernt, während seine seitlich am Proostracum ansetzenden Teile erhalten blieben.

Die Kiemen sind nur in Zweizahl vorhanden; aus dem Vergleiche der Textfiguren 20 u. 33 ergibt sich, daß die schon bei Nautilus kleinere obere (vordere) Kieme verschwunden ist; die allein vorhandene untere (hintere; s. p. 84) aber hat sich relativ vergrößert und unterscheidet sich auch sonst von der der Tetrabranchiaten 1) durch die Ausbildung einer voll gesonderten Kiemenmilz in ihrer Achse (Textfig. 17), sowie 2) in der starken Entwicklung des Kiemenbandes, das bis gegen die Spitze der Kieme hinaufreicht und sie auf dem größeren Teil ihrer Länge mit dem Mantel verbindet. Es begrenzt mit Kieme, Mantel, Abdominalteil des Rumpfes und Trichterretraktor ein taschenartiges Gebilde über dem Kiemengrunde, die »Kiemenwurzeltasche«.

Vor der Basalanschwellung des abführenden Kiemengefäßes liegt, wie bei Nautilus (s. p. 70), die Nierenpapille der hinteren Niere. Die vordere ist samt der zugehörigen Niere verschwunden, jedoch ist die Papille erhalten geblieben, da sie ja auch weiterhin die Genitalprodukte ausleitet. Beim reifenden Tier wächst sie zu einem kräftigen, freistehenden »Geschlechtsfortsatz« heran. Dieser*) entsteht in der Tiefe der Kiemenwurzeltasche, wächst aber (Textfig. 35) später etwas gegen den After vor. Dieser ist beträchtlich verlagert worden, indem er nun, auf der Hohlvene liegend, gegen die innere Trichtermündung vorgeschoben ist. Er stellt bei Dibranchiaten eine stark vorragende Papille mit einer Endanschwellung dar, auf der die Öffnung als Querspalte liegt; um sie gruppieren sich 4 Erhebungen oder »Afterläppchen«: eine dorsale und eine ventrale, beide lippenartig, und zwei seitliche blattförmige, auf der Außenseite gekielte. Das ganze stereotype Gebilde soll weiterhin der Einfachheit halber als Afterpapille bezeichnet werden.

*) Ich habe keinen glücklicheren Ausdruck für die vorragenden Endpartien beider Geschlechter gefunden, deren männliche gewöhnlich den unzutreffenden Namen „Penis“ trägt, den er ebensowenig verdient wie das weibliche Organ, das oft ganz ähnlich aussieht. Beide dienen nur der Überführung der Geschlechtsprodukte (Eier, Spermatophoren) zur Trichteröffnung, bzw. zum Hectocotylus.

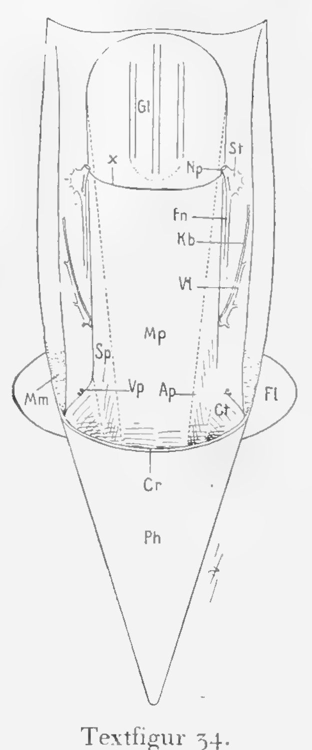
Über dem oberflächlich gegen den After verlaufenden Enddarm, von diesem nur unvollständig verdeckt (Textfig. 37 Ed), liegt der für die Dibranchiaten sehr charakteristische Tintenbeutel, der, soweit wir wissen, den Tetrabranchiaten abging. Er scheint gewöhnlich ebenfalls durch die Haut hindurch (Textfig. 35 u. 47) und liegt zunächst streng symmetrisch, das birnförmige Ende nach hinten gewandt. In den Enddarm mündet er dorsal, dicht am After.

In der Medianlinie, in der Gegend zwischen den Nierenpapillen, verläuft ein oberflächlicher zarter Muskel (»Musc. rectus abdominis«), der sich nach vorn unter Umfassung der Afterpapille gabelt (vergl. die Octopoden und Sepioliden), während er hinten in der Gegend der vortretenden Arteria pallialis posterior verstreicht. Zu seinen beiden Seiten liegen die Nierensäcke mit den durchscheinenden Venenanhängen. Sie stoßen unter der Haut zur Bildung eines doppelten Septums zusammen. Zwischen ihren hintersten Teilen tritt die Arteria pallialis posterior hervor. Sie zieht nicht bis zum Ursprung des Muskelmantels am Rande der Conothek, sondern im Rande einer einspringenden Falte, des »Septum pall. medianum«, direkt zum Muskelmantel. (In der Figur ist sie da abgeschnitten, wo sie den Mantel erreicht.) Am Hinterrand beider Nierensäcke treten die beiden mächtigen Venae palliales posteriores zutage, die aus der Schalenfalte und dem Mantel stammen, von der Stelle nämlich, wo das Proostracum in die Conothek übergeht. Einen Teil ihres Blutes beziehen sie aus den Flossen, die außen dieser Stelle gegenüber liegen (Textfig. 34). Am seitlichen Rand der Nierensäcke, in der Gegend der Kiemenbasis, schimmern die Kiemenherzen durch, und nach außen davon, direkt am Kiemengrund, jederseits die Vena pallialis lateralis, die längs dem Ansatz des Kiemenbandes auf den Mantel übergeht.

Ein strengerer Vergleich der Mantelhöhle von Di- und Tetrabranchiaten wird durch die Textfiguren 15, 20 u. 30 vermittelt. Man erkennt in denselben leicht den Abdominalkomplex (p. 70) von Nautilus wieder. Er liegt bei Dibranchiaten hinter der bei Nautilus oberen, nun »vorderen Mantelfurche«, die über der Afterpapille einschneidet, diese vom Körper abhebt und von da nach den Kiemenwurzeln zielt. (Man identifiziere an diesem Komplex die Nierenöffnungen, die Nierensäcke mit den durchscheinenden Venenanhängen, die Kiemen und die in den Mantel eintretenden Gefäße, nämlich Art. pall. med. und Venae pall. post.) Die genannte Furche ist durchaus derjenigen homolog, in der schon bei Nautilus (Textfig. 16) die Geschlechtsöffnungen liegen und, wenn wir nun von den umgeschlagenen Kiemen absehen, können wir Textfig. 15 direkt mit 35a vergleichen und dabei folgendes feststellen: die Nierenpapillen der Dibranchiaten vertreten die unteren von Nautilus samt Pericardialtrichtern, die Geschlechtspapillen (G.-Fortsätze) die oberen samt Genitalöffnungen. Die vorderen Nieren und Kiemen müßten sich auch bei Dibranchiaten den Geschlechtsöffnungen an ihrer primären Stelle (p. 72) zuordnen, falls sie als Rudimente noch aufträten, was leider nicht der Fall ist (vergl. NAEF, 1917, p. 59).

Eine charakteristische Neuerung innerhalb der Mantelhöhle sind die Stellarganglien der Dibranchiaten. Ontogenetisch sind es Differenzierungen der Innenseite des Muskelmantels, also natürlich erst im Zusammenhang mit diesem denkbar. Nautilus fehlen sie durchaus. Sie versorgen vor allem den Muskelmantel, die Chromatophoren, die Flossen, alles Gebilde, die für die Dibranchiaten

spezifisch sind und ihren Gegensatz zu den Tetrabranchiaten kennzeichnen. (Gewisse Beziehungen topographischer Natur, vergl. Bd. 2, bestehen zum Kiemengrund.) Es sind flache Erhebungen der Mantelinnenseite, von denen die Nerven als leistenartige Fortsätze ausstrahlen. Sie liegen beiderseits vom Proostracum, d. h. am Ursprung des Muskelmantels, etwa soweit vom Mantelrand entfernt, wie die Mantelhöhle mediodorsal eindringt (Textfig. 25). Meist werden sie erst nach Entfernung der Kiemenspitzen deutlich, am besten aber erkennt man ihre topographischen Beziehungen nach Herstellung eines »Schalensitus«, d. h. nach dem Ausräumen der Schalenhöhlung und der Ablösung der Kiemen und Gefäßübergänge vom Mantel.



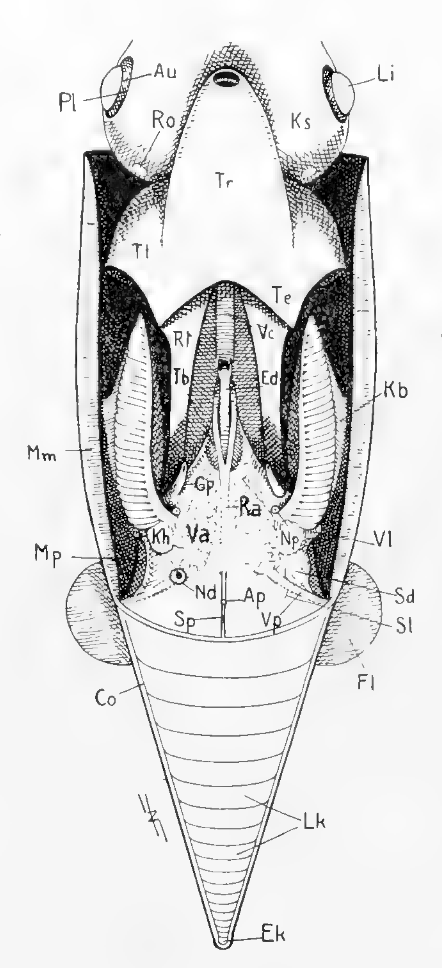
Morphologie des Schalensitus der Dibranchiaten. (Ausgeräumter Mantelsack von Protodibranchus.) Die Figur stellt die Verhältnisse dar, welche sich nach Entfernung der inneren Weichteile aus dem fiktiven Präparat der Textfigur 33 ergeben würden. Die Schale, soweit die Weichteile ihre Höhlung einnahmen, ist freigelegt, das Vorderende des Proostracums aber ist vom Mantel bedeckt, soweit an dieser Stelle die Mantelhöhle reichte, nämlich bis zu einer die beiden Stellarganglien verbindenden Linie (x). Die der Nackenscheibe gegenüberstehende Adhäsions- und Gleitfläche (Gl) ist besonders hervorgehoben. — Man beachte den Ansatz des Muskelmantels am Proostracum und den Übergang dieses Ansatzes auf den Rand der Conothek (bei Vp), die Eintrittsstelle der Art. (Ap) und Vena pall. post. (Vp) in den Muskelmantel (zur Flosse), ebenso der Vena pall. lat. (Vl) und die Lage der Stellarganglien (St). Gl Nackenscheibe; x Hintergrenze der dorsalen Mantelhöhle; Np Eintritt des Nervus pallialis; St Stellarganglion; Fn Flossennerv; Kb Kiemenband; Vl Vena pall. lat.; Mp Mittelplatte des Proostracum; Sp Seitenplatte desselben (Kap. 3); Mm Muskelmantel; Vp Vena pall. post.; Ap Art. pall. post. (Verweislinie defekt! Ebenso der anstoßende Teil der Figur, der wie links zu ergänzen ist!); Ct Conothek; Fl Flosse; Cr Conothekrand; Ph Phragmoconus (Textfig. 24).

Textfigur 34.

Die obige Figur sucht die primären topographischen Beziehungen zwischen der Schale, dem Muskelmantel, den Resten des Hautmantels, den Stellarganglien, der Nackenscheibe, dem Ansatz der Kiemenbänder und den Eintrittsstellen der Mantelgefäße vorstellbar zu machen. Sie zeigt Verhältnisse, die alle bei lebenden Formen stark abgeändert, aber zum morphologischen Verständnis dieser Abwandlungen vorauszusetzen sind.

An dieser Stelle muß zunächst auf eine nicht unwesentliche Verschiedenheit in der Ausbildung der äußeren Geschlechtsmündungen hingewiesen werden, deren Übereinstimmung im allgemeinen Bilde (Textfig. 33) eine bloß trügerische ist. Diese Verschiedenheit geht aus der Entwicklungsgeschichte hervor, die wir hier kurz streifen müssen. In beiden Geschlechtern schließt sich wie bei Nautilus an die mesodermalen Gonodukte ein ectodermaler drüsiger Abschnitt in Form einer Einstülpung an, so daß die primäre Mündung in die Tiefe verlagert wird. Während nun die Öffnung der drüsigen Endpartie (Eileiterdrüse) beim Weibchen als sekundäre Mündung auf die

Spitze der sich bildenden Geschlechtspapille zu liegen kommt, wird sie beim Männchen zur Mündung der Genitaltasche (NAEF 1913, p. 444—447), eines zuerst an gleicher Stelle sich öffnenden Sackes, der erst in seinem Innern Spermatophorendrüse und Spermatophorenleiter durch Abschnürung entstehen läßt. Es wächst nun das Ende des letzteren aus der Genitaltasche in Form einer Papille heraus und stellt so einen tertiären Ausgang des Geschlechtsapparates dar, der den sekundären des Weibchens nachahmt, aber ihm natürlich nicht homolog ist, ebensowenig dem ebenfalls tertiären



Textfigur 33.

Zur Morphologie des Mantelsitus der Dibranchiaten. Links sind weibliche, rechts männliche Charaktere dargestellt. Man vergl. Textfig. 33 und beachte besonders die verschiedene Ausbildung des Geschlechtsfortsatzes (Gp) bei Männchen und Weibchen (bezw. rechts und links). Das männliche Organ ragt aus der Mündung der Genitaltasche heraus, die weit nach hinten reicht, indem sie auch die Spermatophorendrüse (Sd) umschließt, die durch die Haut durchscheint. Sl ist der primäre Samenleiter, woraus man sieht, wie weit die ursprüngliche Geschlechtsöffnung nach hinten verlagert ist. Au Augapfel; Pl Primärlid; Ro Riechorgan; Ks Kopfscheide; Li Linse; Tr Trichterrohr; Tt Trichtertasche; Te Trichterecke; Rt Trichterretraktor; Vc Vena cava; Ed Enddarm; Gp Geschlechtspapille; R Musc. rect. abd.; Va Venenanhänge; Kh Kiemenherz; Np Nierenporus; Nd Nidamentaldrüse, Ap Art. pall. med.; Sp Mantelseptum; Vp Vena pallialis post.; Mm Muskelmantel; Mp Primärmantel; Co Conothek; Ek Embryonalkammer; Lk Luftkammern; Fl Flossen; Sl Samenleiter; Sd Spermatophorendrüse; Vl Vena pall. lat.; Kb Kiemenband.

von Nautilus (p. 72). Das Homologon der weiblichen Geschlechtsmündung beim Männchen besteht vielmehr in der weiten Öffnung der Genitaltasche, welche den heraustretenden Geschlechtsfortsatz (oft »Penis« genannt) wie eine Vorhaut umgibt. Dies zeigt die Textfigur 33.

Wenn der Ausgang der Genitaltasche eng zusammengezogen ist, kann er sich dem herausragenden Geschlechtsfortsatz des Männchens so fest anschmiegen, daß eine offene Spalte nicht mehr wahrzunehmen ist, und so wird der Zustand der meisten Loliginiden, der Sepioidea und Octopoda vorbereitet, bei denen die Spalte durch Verwachsung mit dem Geschlechtsfortsatz vollkommen geschlossen wird.

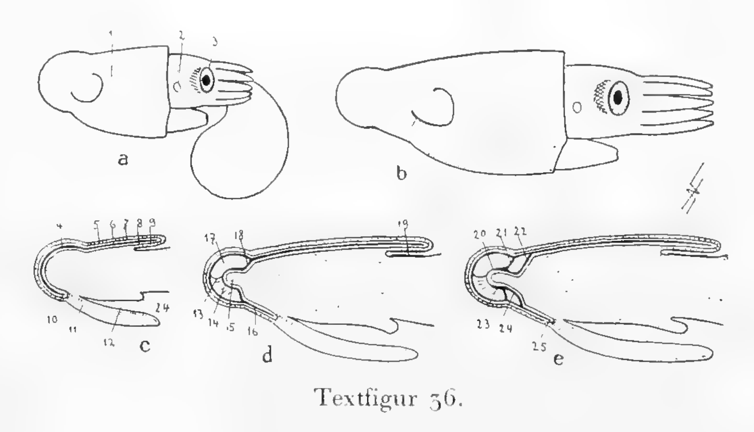
Wir müssen uns vorstellen, daß Protodibranchus im weiblichen Geschlecht typische Nidamental- und accessorische Drüsen besaß, wie wir sie bei Decapoden (s. d.) kennen, oder auch mit einigen primären primitiven Eigentümlichkeiten, die an Nautilus erinnern mögen, doch haben wir für letzteres keinerlei sicheres Zeugnis. Denn unter den von Protodibranchus hergeleiteten Formen besitzen nur die Decapoden Nidamental- und accessorische Drüsen, die Octopoden weisen keine Spur (mehr) davon auf. Daß wir sie überhaupt für Protodibranchus annehmen müssen, bestimmt Nautilus, der unzweifelhafte Organe dieser Art hat. Wie sie aber im einzelnen bei Protorthoceras (p. 86) beschaffen waren, wissen wir nicht, und noch weniger können wir Anhaltspunkte dafür finden, wie ihre Entwicklung (»Metamorphose«) in der Richtung auf die Decapoden hin bei Protodibranchus einzuschätzen ist. Nur die Lage der Nidamentaldrüsen muß der bei Decapoden beobachteten entsprechen, da ihre Verschiebung mit dem Dibranchiatencharakter, d. h. mit der Ausbildung des Muskelmantels und der Reduktion der ventralen Schalenpartie, die Protodibranchus von den Tetrabranchiaten trennt, zusammenhängt (vergl. p. 93). Die Anlage der Nidamentaldrüsen liegt also an der auf Textfigur 33 bezeichneten Stelle; die accessorischen Drüsen sind etwas weiter vorn und der Medianebene genähert (Taf. 2, Fig. 2).

Bei Protodibranchus ist ein typischer Geschlechtsdimorphismus auch in den äußeren Teilen anzunehmen, der sich aber erst gegen den Eintritt der Geschlechtsreife entwickelt: bei den Weibchen vergrößert sich mit der mächtigen Ausbildung des Ovars der ganze Hinterkörper merklich, wird verhältnismäßig länger, vor allem aber dicker als beim Männchen (das zeigt sich oft an der Schale, die breiter wird als bei diesem); bei den Männchen kräftigt sich mit der Reife der ganze Armappararat (»Hectocotylisation«), und mit der Verstärkung der basalen Muskulatur aller Arme wird der ganze Kopfabschnitt relativ mächtiger; dabei vergrößern sich die Näpfe, besonders etwa im proximalen Drittel der Länge. (Vergl. die Kapitel über Illex und Loligo.) Bei der Begattung wird nämlich typischer Weise das Weibchen mit den Armen gepackt und festgehalten, und dabei die Spermatophoren mit Hilfe eines Armes (»Hectocotylus«) auf eine Stelle unter dem Munde übertragen, wo sie sich entladen und festsetzen. Aus dem sich bildenden Samenbehälter strömt weiterhin der Samen langsam aus und befruchtet bei der Ablage die Eier, wenn sie durch die Arme geformt und festgeheftet werden. Einer oder mehrere Arme können für die Übertragung besonders geeignete Umbildungen zeigen, die aber bei der Urform nicht von größerem Betracht sein können, da irgend eine allgemeine, zusammenfassende Charakteristik solcher Umbildungen bei den Dibranchiaten nicht gegeben werden kann.

c. DIE TYPISCHE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG DER DIBRANCHIATEN

Während über die typische postembryonale Entwicklung der Cephalopoden überhaupt, d. h. der Tetrabranchiaten, im 1. Kapitel nur einige blasse Andeutungen möglich waren, die im 2. Band durch Daten aus der embryonalen Periode ergänzt werden sollen, ist es auf Grund eines weitreichenden Vergleiches möglich, den Verlauf der typischen Ontogonese bei den Dibranchiaten umfassend zu charakterisieren. (Über die frühen Stadien bis zum Ausschlüpfen vergl. man den 2. Bd.)

Die älteren Embryonen (Textfig. 36) weisen noch einen rasch an Größe abnehmenden äußeren Dottersack auf, dessen Hülle bei näherer Betrachtung eine bruchsackartig entwickelte Stelle der Körperwand unter dem Munde, zwischen Außenlippe und Buccalkante darstellt und typischerweise auch wieder in eine kleine normale Hautstrecke übergeht, wenn der Dotter resorbiert ist. Damit ist das Signal zum Ausschlüpfen des jungen Tieres gegeben, das im ganzen die Charaktere des Erwachsenen zeigt. (Innere Schale, Schalensack, Muskelmantel, Flossen, Trichterapparat, Auge, Arme etc.) Die jungen Dibranchiaten sind keine eigentlichen Larven, wenn sie in Spezialfällen auch stärkere Abweichungen vom ausgebildeten Tier zeigen.



Textfigur 36.

Embryonen von Protodibranchus. a) junger Embryo; b) älterer (etwa 6mal vergröß. gedacht); c) Medianschnitt durch Stadium a, d) durch Stadium b), e) durch ein wenig älteres Tierchen. — 1 Ursprung des Muskelmantels am Schalenrand; 2 Riechorgan; 3 Primärlid; 4 Primordialschale; 5 Schalenfalte; 6 Proostracum; 7 sekundäres, 8 primäres Schalenepithel; 9 Primärmantel; 10 Ventraler Rand der Embryonalschale mit Ansatz des Muskelmantels (11); 12 Mantelhöhle; 13 Prosipho; 14 Anfangsblindsack; 15 Fleischsipho; 16 Conothek; 17 Embryonalkammer; 18 erstes Septum; 19 Nackenscheibe; 20 Fleischsipho; 21 erstes, 22 zweites Septum; 23 Anfangsblindsack bezw. erste, 24 zweite Siphonaldute; 25 Ventralrand der Conothek mit Ansatz des Muskelmantels; 24 Afterpapille.

Allerdings erscheinen die Organe z. T. weniger differenziert. Die Zahl der Chromatophoren ist noch sehr gering (vergl. z. B. Ctenopteryx). Die Arme sind noch sehr kurz und zeigen erst eine geringe Zahl von entwickelten Saugnäpfen, denen Anlagen am distalen Ende der Reihe immer neu hinzugefügt werden (Tafel 10). Das Armende hat nämlich, wie die Spitze des Stengels beim Cormophytensproß, den Charakter eines Vegetationspunktes mit embryonalem Gewebe, und es geht von ihm ein fortwährendes Weiterwachsen des Armes unter Anlage neuer Teile aus (vergl. Bd. 2). Auch die Armtaster werden dabei paarweise jedem Napf zugesellt. — Ähnlich verhalten sich in der Mantelhöhle die Kiemen, die zunächst nur eine geringe Zahl von Kiemenblättchen aufweisen (vergl. die Loliginiden). Die äußeren Geschlechtsorgane sind erst in der Anlage vorhanden, wenn überhaupt äußerlich nachweisbar. Statt der Geschlechtsfortsätze, der accessorischen und Nidamentaldrüsen finden wir bloße Epithelverdickungen, von denen die ersten fast den ganzen Geschlechtsleiter aus sich hervorgehen lassen (s. NAEF 1913; über die Entwicklung der accesorischen und Nidamentaldrüsen vergl. Kap. 5).

Wesentlich ist vor allem die Feststellung der primären Beziehungen zwischen Tier und Schale und ihre Ausgestaltung. Was den ersten Punkt anbetrifft, so erlauben uns die beobachteten Verhält-

nisse der Dibranchiaten eine klare Vorstellung. Der Muskelmantel entspringt zunächst (Textfig. 36) immer vom freien Rand der Embryonalschale, bzw. vom Schalensack an dieser Stelle, wie es ja durch die vorausgesetzte Vorgeschichte bzw. Herleitung (Textfig. 20 u. 25) dieses Organs bedingt ist. Die Schale ist lange vor dem Ausschlüpfen völlig innerlich (bei den meisten Dibranchiaten schließt sich der Schalensack vor der Anlage der Schale!) und stellt zunächst ein freies Häutchen aus Conchin dar, das weiterhin verkalkt und früh zwei unscharf gesonderte Teile, das schöpfkellenartige gerundete Ende als Anlage des Phragmoconus und einen dorsal anschließenden Fortsatz als Anlage des Proostracums erkennen läßt. Das primäre Schalenepithel liegt zunächst (Textfig. 36 c) der Schaleninnenseite völlig an, verhält sich aber weiterhin so, wie bei Orthoceratiden (p. 88, Textfig. 22) angenommen wurde, indem Prosipho, Anfangssipho, Siphonalduten und Schalensepten der Reihe nach entstehen. — Mit der Zeit sondert auch das sekundäre Schalenepithel (p. 92) Schalensubstanz ab, so daß eine Scheide zur Verstärkung der zarten Schalenanfänge gebildet wird. Dies ist um so nötiger, als diese nachträglich weder durch normales Dickenwachstum verstärkt noch, wie bei Orthoceratiden, abgestoßen werden können und somit einen verletzlichen Punkt der Organisation darstellen müßten.

Immerhin fehlt die Scheide den jüngsten Stadien (wie das bei Sepia und Spirula der Fall ist), also kann die normale Schwimmlage zuerst nicht die spätere, wagrechte sein. Vielmehr muß der Luftgehalt das Hinterende des Trichters heben, seine Bewegung wird um so mehr die gleiche sein, die wir bei allen recenten Dibranchiaten in frühen Stadien beobachten. (Vergl. die Loliginiden!)

d. DIE ABWANDLUNG DES DIBRANCHIATENTYPUS

Die Metamorphose der typischen Dibranchiatenorganisation ist nach zwei Richtungen zu verfolgen, welche durch die Ordnungen der Decapoden und Octopoden vertreten werden. Sie erlauben zwar die methodische Konstruktion des vorstehenden Typus und zeigen zahlreiche gemeinsame Züge (p. 90), verhalten sich aber in sehr vielen Punkten wieder so gegensätzlich, daß keine Rede von Übergängen zwischen beiden sein kann. Bezeichnend ist das Verhalten der inneren Schale, die bei den typischen Decapoden (Belemnoidea) zunächst in direkter Linie auf die denkbare Höhe der Organisation gehoben und dann nach verschiedenen Richtungen abgewandelt und z. T. rückgebildet wird, während sich die Octopoden unter Ausbau ihrer aktiven muskulösen Differenzierung des passiven, statisch-protectiven Apparats von Haus aus entledigen.

III. KAPITEL

DIE ORDNUNG DER DECAPODEN

LEACH 1784

Inhalt: a. Diagnose. — b. Der typische Bau des erwachsenen Tieres. — c. Die typische postembryonale Entwicklung. — d. Die Abwandlung des Decapodentypus.

a. DIAGNOSE

Dibranchiaten (p. 90) mit 10 Fangarmen, von denen das vierte*) Paar (»Tentakelarme«) durch Verlängerung des basalen napflosen oder näpfearmen Teiles zum »Tentakelstiel« und Verbreiterung des näpfetragenden zur »Tentakelkeule« umgestaltet ist — bei denen die Öffnung der zwei- oder mehrreihig angeordneten Saugnäpfe durch einen häufig am Rande gezähnten »Hornring« gestützt wird, der sich im Verlauf der postembryonalen Entwicklung zu einem Haken umbilden kann — bei denen die normalen Saugnäpfe durch eine tiefe Einschnürung von ihrem muskulösen »Träger« oder »Basalpolster« geschieden sind, so daß die Verbindung damit nur noch durch einen dünnen »Stiel« hergestellt wird — bei denen noch ein deutlicher Kranz von 6—8 kleinen Mundarmrudimenten, die durch eine Hautfalte verbunden sind, vorhanden ist (»Buccaltrichter«) — bei denen die Nierenöffnungen mehr oder weniger von den Kiemenwurzeln ab- und gegen den After hingerückt sind**) — bei denen (mit Ausnahme der Cranchiiden, s. d.) das Trichterrohr eine Trichterklappe enthält und mit dem Mantel jederseits durch eine längliche, teilweise verknorpelte, schüsselartige Haftscheibe von wechselnder Gestalt verbunden ist (»Trichterhafte«, »Trichterknorpel«), die nach Bau und Funktion der Nackenscheibe gleicht.

b. DER TYPISCHE BAU DES ERWACHSENEN TIERES

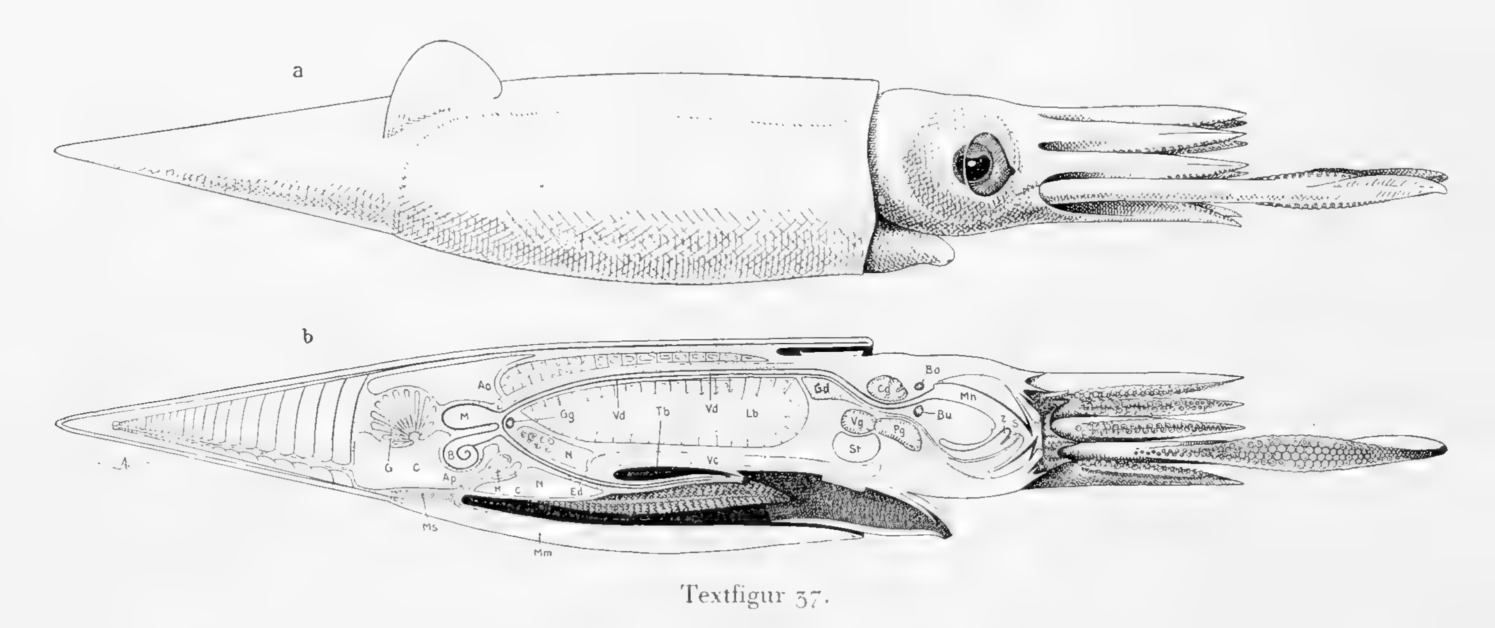
Die Urform aller lebenden und fossil bekannten Decapoden bezeichnen wir als Protodecapus und vereinigen darin die als typisch (primär, ursprünglich) erkannten Charaktere, die sich innerhalb der Ordnung verteilt finden, zu einem Gesamtbild. Dasselbe gleicht in Umrissen dem von Protodibranchus (p. 90).

Die Schalenform, und damit die allgemeine Gestaltung des Mantelsackes, bietet im Vergleiche mit Protodibranchus keine wesentlichen Neuerungen; doch ist eine Verstärkung und Differenzierung

*) Es wird von oben her gezählt.

**) Vergl. NAEF 1912, Nr. 11, p. 331!

der Phragmoconscheide oder des Periostracums in Betracht zu ziehen, deren Bedeutung darin besteht, dem Auftrieb der Luftkammern in geeigneter Weise das Gleichgewicht zu halten und mühelos die wagrechte Schwimmlage zu ermöglichen. Diese Funktion kommt ja der Scheide von Haus aus zu, indem sie nicht nur die zarteren früh gebildeten Teile des lufthaltigen Phragmocons verstärkt und schützt, sondern ihn auch als Ganzes beschwert. Dabei wird der Schwerpunkt schon durch die Art des typischen Wachstums nach hinten verlegt, und die Scheidenspitze (»Rostrum«) besonders massig gestaltet, so daß sie als individuelles Gebilde sich vom Rest der Sekundärschale abhebt. Denn, da sich der Phragmocon durch das Randwachstum der Conothek und die Bildung neuer Luftkammern andauernd nach vorn verlängert, kann ihn immer nur die letztgebildete Scheidenschicht ganz umgeben,

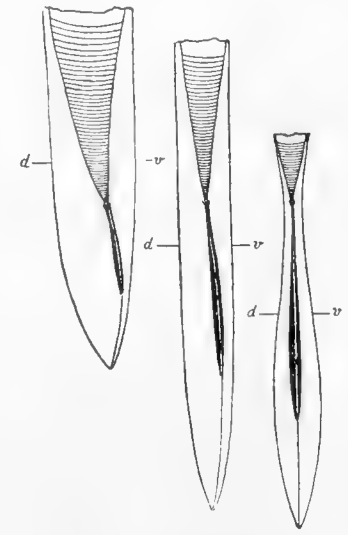


Textfigur 37.

Urform der Decapoden (Protodecapus) in Seitenansicht (a) und Halbschnitt (b). Man vergl. Textf. 23 (p. 91) und konstatiere die wesentliche Übereinstimmung im allgemeinen Habitus, in Schalenform, Flossenstellung, Gestalt des Mantelrandes, Anordnung der Kopforgane, beachte dagegen die spezifische Ausbildung der Tentakelarme, die mehrreihige Anordnung der Saugnäpfe auf allen Armen und die Ausbildung von Flossensäumen auf den distalen Teilen aller Arme mit Ausnahme der ventralen.

während die früheren sich auf die hinteren Teile beschränken. Die Schalenspitze muß also von sämtlichen Schichten umhüllt und relativ am stärksten belastet sein. Dafür spricht auch noch ein anderes Moment: die Belastung einzelner Stellen wäre, auch unter sonst gleichen Bedingungen, abhängig vom Umfang, der Auftrieb aber vom Inhalt des Querschnittes. Da sich nun der Phragmocon nach vorn erweitert, verschiebt sich das Verhältnis zugunsten des Auftriebs, je weiter wir uns vom Hinterende entfernen. Damit ist für alle Dibranchiaten (p. 91), jedenfalls aber für die Decapoden, eine Anpassung an die hydrostatischen Lebensbedingungen erreicht, die übrigens weiter verbessert werden kann (vergl. auch die Kap. über Teuthoidea und Sepioidea). Die nächste Vervollkommnung besteht darin, daß das Rostrum über das Ende des Phragmocons hinaus verlängert und an der Spitze verdickt wird, wie wir es bei verschiedenen alten Decapodentypen (Belemniten, Belopteriden, Spirulirostriden) finden. Den

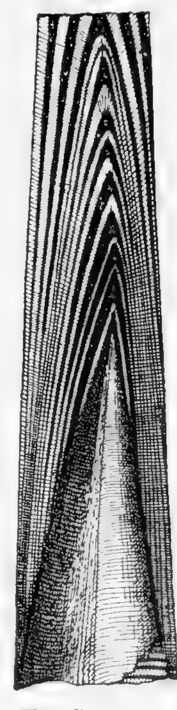
einfachsten derselben stellen die Belemniten dar, deren gewöhnlichste Rostrumform vielleicht für alle Decapoden als primär oder typisch gelten könnte (Textfig. p. 112). Dafür sprechen außer der naheliegenden Zweckmäßigkeit dieser Bildung verschiedene Umstände: 1) finden sich clavirostride Typen



Typische Belemnitenrostren aus der Gruppe der Clavirostriden nach E. STOLLEY 1911 aus O. ABEL 1916. A Acroteuthis, B Oxyteuthis, C Hibolites. Das Jugendrostrum (fälschlich „Embryonalrostrum") ist in schwarzer Farbe gehalten. Es umfaßt mit schüsselförmigem Grunde die Embryonalkammer des Phragmocons und zeigt stets keulenartige Form, welches auch die spätere Umgestaltung sei. Auch dieses Jugendrostrum stellt übrigens nicht den wirklichen Anfangsteil des Rostrums dar, der vielmehr als „Axenfaden" auch dessen Wachstumszentrum bildet (vergl. p. 134).

Textfigur 38.

gerade unter den ältesten Decapoden der Trias, den Aulacoceratiden (ZITTEL-BROILI, Fig. 1255), die als Vorläufer der echten Belemniten aufgefaßt werden müssen, 2) geht bei vielen Belemniten mit anderer Gestalt des Rostrums ein keulenförmig verlängertes »Embryonalrostrum« voraus (STOLLEY 1911, 1912), was ABEL 1916 zur Aufstellung einer Gruppe der »Clavirostriden« benutzt hat (Textfig. 38).

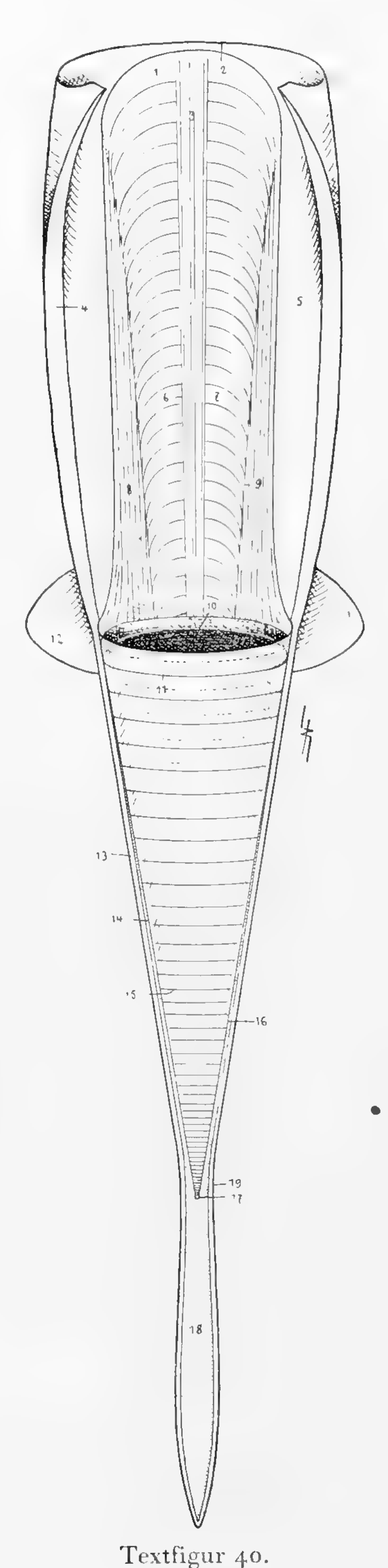


Typisches Beispiel eines „Conirostriden". Nach F. A. QUENSTEDT aus ABEL 1916. Längsschnitt durch den oberen Teil des Rostrums von Belemnites giganteus Schloth. (Mucroteuthis Abel). Der Phragmocon ist intakt, von der Conothek begrenzt. Die Zuwachsschichten sind in Wirklichkeit papierdünn und in der Fig. immer zu mehreren zusammengefaßt (halbschematisch).

Textfigur 39.

Freilich kann es sich dabei nicht um eine embryonale, wohl aber um eine jugendliche Bildung handeln.

Wenn wir für die Grundform aller Decapoden trotzdem eine mehr indifferente, weniger spezialisierte Bildung des Rostrums annahmen (Textf. p. 110), so zwingt uns dazu vor allem die Notwendigkeit,



Typische Decapodenschale mit keulenförmigem Rostrum in Verbindung mit Mantel und Flossen. Die Figur könnte als eine Rekonstruktion von Belemnites semisulcatus gelten, wenn die Ansicht ANGERMANNs (1902), daß dieser mit Acanthoteuthis speciosa Münster artlich identisch sei, richtig wäre. Die Form des Proostracums ist die der letzteren Art und nach einem besonders wohlerhaltenen Stück im Münchener Museum gezeichnet. Die Form des Rostrums ist die von B. semisulcatus. Die beiden Decapoden stimmen in den Proportionen ziemlich überein, so daß die Kombination als eine naturmögliche erscheint. Doch soll die Figur hier lediglich ideell-morphologischen Wert haben und die Richtigkeit von ANGERMANNs Hypothese nicht untersucht werden. (Vergl. mein Buch über fossile Cephalopoden!) — 1 Zuletzt angesetzter dünner, zarter Teil des Proostracums; 2 dorsaler freier Mantelrand; 3 Stelle der Nackenscheibe; 4 Mantelschnitt (die ventrale Partie des Mantels ist entfernt gedacht); 5 Innenseite des Mantels; 6 Medianstreif des Proostracums; 7 Seitenteil der Mittelplatte; 8 Seitenplatte; 9 Innere Asymptotenlinie; 10 Ventralrand der Conothek; 11 Letztes Schalenseptum; 12 Flossen; 13 Schalenfalte; 14 Scheide; 15 Septum; 16 Conothek; 17 Embryonalkammer; 18 Rostrum; 19 Haut am Übergang der Scheide ins Rostrum. Die Flossen sind etwas zu weit vorn angesetzt, der Phragmocon dürfte etwas kürzer sein. — $^1/_2$ natürliche Größe.

Textfigur 40.

auf diese auch andere Typen, insbesondere die Sepioidea (s. d.), zurückzuführen, wofür eine mehr massige Umhüllung des Phragmocons allein die Möglichkeit bietet. Außerdem gibt es eine Reihe fossiler Decapoden (Belemnoteuthis, Diploconus), darunter bereits allerälteste (Phragmoteuthis aus der Trias), die einen solch indifferenten Zustand des Rostrums aufweisen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß dieser ohnehin für die Dibranchiaten zum Ausgangspunkt genommen werden muß.

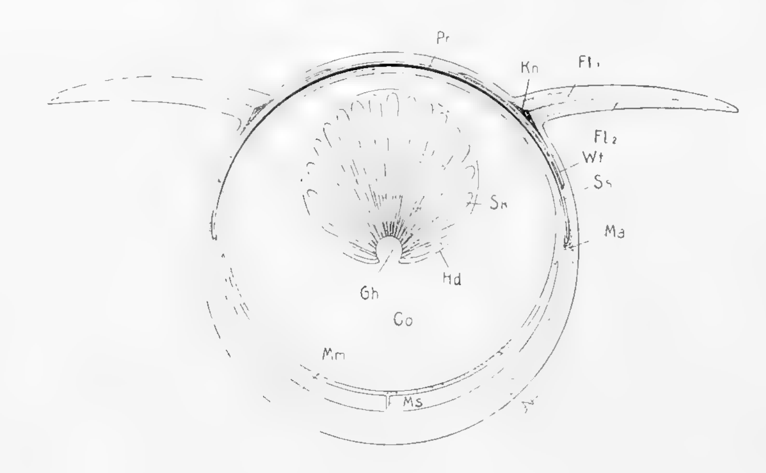
Vielleicht könnte auch eine Mittelform, wie die conirostriden Belemniten sie darstellen (Textfig. 39), als Urform des Decapodenschulps dienen. Jedenfalls aber ist das typische Rostrum, wie die Scheide selbst, als deren Teil es aufzufassen ist, konzentrisch geschichtet und besteht aus schwer verkalkter Schalenmasse.

Das Proostracum von Protodecapus (Textfig. p. 112) ist deutlich in »Mittel- und Seitenplatten« gesondert (Textfig. p. 104). Die Mittelplatte ist spitz dreieckig und läuft vom abgerundeten Vorderende aus in scharfem Winkel direkt gegen das Conusende zu, wobei der hinterste Teil zugleich der Conothek angehört. Die Seitenplatten sind zarter als die Mittelplatte, auch dünner und schwächer verkalkt; sie verbreitern sich gegen hinten langsam, und ihr Rand geht zuletzt im Bogen in den der Conothek über. Die Mittelplatte wächst am Vorderrand, verhältnismäßig rasch, wie die Zuwachslinien erkennen lassen. Die Seitenplatten werden durch äußerst langsame Anlagerung von Schalensubstanz am freien Rande in konstanter Proportion dazu erhalten. Aus der Verschiedenheit des Wachstums ergibt sich die des Baues, besonders die Abgrenzung durch feine Linien. Diese »Asymptoten« entstehen vor allem durch das scharfe Umwenden der Zuwachslinien, können aber durch besondere Differenzierung des Schalenbaues an diesen Stellen verstärkt werden. Ähnliche Linien, die im Gegensatz zu diesen (»inneren«) »äußere Asymptoten« heißen, können mehr oder weniger deutlich da zustande kommen (Textfig. p. 93), wo die Zuwachslinien die Seitenplatten verlassen und in die Conothek übergehen. Doch können sie auch fehlen oder undeutlich werden, wenn nämlich der freie Rand der Seitenplatten gegen den der Conothek in keiner Weise abgegrenzt ist (Textfig. p. 112).

Das Proostracum kann innen und außen durch Auflagerung neuer Schalenschichten verstärkt werden. Die äußeren gehören natürlich zur Sekundärschale und gehen nach hinten in die der Scheide über. Diese Verhältnisse gelten mit den für das Rostrum gemachten Einschränkungen (s. oben) auch für Protodibranchus, wurden aber dort (p. 92) z. T. übergangen, weil eine genauere Feststellung für den allgemeinen Typus direkt nicht gemacht werden kann. Dazu wären Vergleichstatsachen aus der Gruppe der Octopoden nötig, die sie infolge der völlig rudimentären Schalenform nicht liefert. Für die gemeinsame Urform müssen aber die allgemeinen Züge der Decapodenschale trotzdem vorausgesetzt werden, weil sie allein eine Verknüpfung des typischen übrigen Dibranchiatenbaues mit dem der Tetrabranchiaten erlauben (Textfig. p. 94).

Obwohl wir damit eigentlich ins Gebiet des inneren Baues übergreifen, müssen wir hier doch zum besseren Verständnis der Flossen in den folgenden Kapiteln die Art des Flossenansatzes bei Protodecapus charakterisieren, wie sie durch Textfigur 41 erläutert wird. Wir hatten für Protodibranchus (p. 95) das Gleiten des Flossengrundes auf der gegenüberstehenden Partie der Schale angenommen, wobei Schale und Schalenepithel als Gelenkflächen wirkten, weil ein solches Verhalten die Voraus-

setzung der bei Decapoden beobachteten komplizierteren Zustände bildet. Bei diesen sind die Flossen tatsächlich am Schalenepithel verankert, das dort durch eine verknorpelte Partie des anliegenden Mesoderms, den »Flossenknorpel«, gestützt wird. Dieser Abschnitt des Schalensackes schnürt sich aber schon im Embryo vom übrigen Teil ab, indem eine Falte zwischen Flossenknorpel und Schale eingeschoben wird, auf deren Außenfläche fernerhin die gelenkige Verschiebung stattfindet. Diese Abfaltung denke ich mir bei Protodecapus noch unvollständig, entsprechend dem embryonalen Verhalten (Textf. 41).



Textfigur 41.

Schematischer Querschnitt durch den Hinterkörper von Protodecapus in der Gegend des Übergangs vom Proostracum in die Conothek. Man mache sich daran auch die topographischen Beziehungen zwischen Proostracum, Muskelmantel, Mantelhöhle, Cölom und Gonade klar. Besonders aber fasse man die Verhältnisse des Schalensackes ins Auge, von dem sich die Gelenktasche des Flossengrundes nahezu abgeschnürt hat. Der verschiebbare Flossengrund, gestützt durch eine verknorpelte Gelenkfläche, die dem „Flossenknorpel" angehört, gleitet nicht mehr direkt auf der Schale, sondern auf der Innenseite der Gelenktasche selber (vergl. Textfig. p. 95). Pr Proostracum; Kn Flossenknorpel; Fl_1 obere, Fl_2 untere Schicht der Flossenmuskulatur; Wt Gelenktasche; Ss Schalensack; Ma Muskelmantel (Ursprung); Sk Samenkanälchen; Hd Hode; Gh Gonadenhöhle; Cö Cölom; Mm Muskelmantel; Ms Mantelseptum.

Die Entstehung einer derartigen Falte läßt sich leicht vorstellen, nämlich als durch die Verschiebung der durch den Flossenknorpel versteiften, begrenzten Partie des Schalenepithels auf der Schale rein mechanisch hervorgerufen (Textfigur p. 95). Bei den modernen Decapoden macht die Abschnürung der »Gelenktasche« am Flossengrund eine Reihe weiterer Verschiebungen möglich (vergl. die Kapitel über Teuthoidea und Sepioidea).

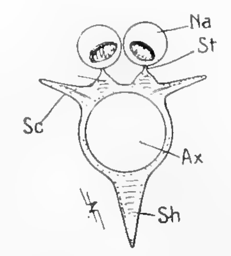
Die Muskulatur der Flosse ist ontogenetisch ein Produkt der Unterhaut, (der Schalenfalte), nicht etwa des Muskelmantels, wie man nach Bau und Lage bei den meisten modernen Dibranchiaten vermuten könnte. Die Flosse sitzt auch, wie zu betonen ist, primär der Außenseite der Schale, nicht etwa der des Muskelmantels auf (vergl. Bd. 2 sowie Textfig. 66). Freilich schließen sich hieran sekundäre Verschiebungen verschiedener Art.

Die allgemeine Form der Flossen ist die von rundlichen, seitlich leicht winklig ausgezogenen, am Vorderansatz etwas herzförmig eingeschnittenen, am Rande verdünnten Platten. Durch den genannten Einschnitt wird ein besonderes »Ohrläppchen« abgesetzt (Textfigur p. 110). Die Stelle

ihrer Insertion auf der Außenseite der Schale ist die für alle Dibranchiaten typische (p. 95). Doch würden wir heute nach den beobachteten fossilen, larvalen und embryonalen Verhältnissen die Flossen etwas weiter nach hinten setzen, als dies auf den Textfig. p. 110 u. 112 geschehen ist, nämlich durchaus auf die Außenseite des Phragmocons, hinter dessen freien ventralen Rand, und nicht in den Bereich des Proostracums übergreifend (vergl. Textfig. 66).

Die allgemeine Gestalt des Kopfes zeigt bei Protodecapus durchaus die für Dibranchiaten überhaupt typischen Verhältnisse. An kleineren Besonderheiten sind das Verhalten des Lidrandes und der Pupille zu beachten.

Der Lidrand weist am Vorderrand, zwischen dem 3. und 4. Arm, eine kleine Auskerbung auf, wo er derb und steif ist. Auf diese Stelle zieht sich bei maximaler Kontraktion (bei vielen Formen im Laufe der Entwicklung dauernd) die elastische häutig-durchsichtige Partie des Lides zusammen, wobei das Auge vorübergehend (oder endgiltig) von einer durchsichtigen Haut bedeckt wird (»Cornea«). Die Pupille ist



Querschnitt durch den distalen Teil eines typischen Decapodenarmes (Schema). Man erkennt die (runde) muskulöse Armaxe (Ax), umgeben von den Derivaten eines primären Hautgewebes. Die Außenkanten sind ersetzt durch einen medialen Schwimmsaum (Sh) [p. 118]. Die Innenkanten sind eingenommen von den Schutzsaumstützen (Sc), die den Basalpolstern (unbezeichnet) der Näpfe (Na) zugeordnet erscheinen. Diese stehen auf besonderen Stielen (St). Der Schnitt ist schräg gedacht, so daß zwei Näpfe getroffen werden (vergl. Textfig. 43).

Textfigur 42.

ebenfalls beweglich, ihr Umriß stark veränderlich, indem die Irisfalte auf der Linse bald vorgleiten, bald sich zurückziehen kann, eine stets quere Öffnung frei lassend. Das gewöhnliche Verhalten gleicht dem der Loliginiden (Textf. s. dort), wo der Oberrand der Iris wie eine Scheuklappe (»Irisklappe«) über die Linse heruntergelassen wird, während ihm eine Verbreiterung des Unterrandes nur wenig entgegenkommt. Das Sehloch wird so oft zu einer nach oben offenen Halbmondspalte, kann aber auch zu einem Queroval oder beinahe zu einem Kreis erweitert werden, wobei die Irisklappe kaum noch angedeutet bleibt.

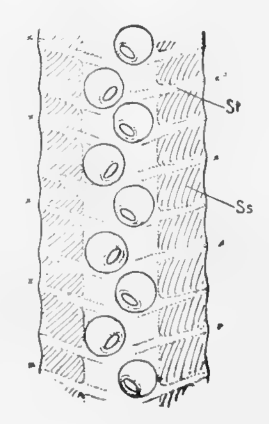
Die 10 Fangarme sind ausgesprochen ungleich. Die beiden vierten*), die Tentakelarme, unterscheiden sich von den übrigen ganz bedeutend, wenngleich die typische Übereinstimmung in Bau und Entwicklung nicht übersehen werden kann. Diese läßt keinen Zweifel daran (vergl. Bd. 2), daß die Tentakel den anderen, weiterhin allein als Arme bezeichneten Anhängen homonom sind. — Wir betrachten zuerst diese »sessilen Arme«, die das ursprünglichere, d. h. dem Typus eines Dibranchiatenarmes näher stehende Verhalten zeigen (p. 97), und unterscheiden sie als »dorsale«, »latero-dorsale«, »latero-ventrale« und »ventrale« Arme**); sie sind am Grunde durch wenig entwickelte Schirmhäute verbunden, die zwischen den Ventralarmen völlig fehlen und von den Vl-Armen direkt auf die V-Arme übergehen, so daß die Tentakel***) ausgeschaltet sind (s. unten). Im Querschnitt sind alle Arme,

*) Es wird von oben her gezählt.

**) Abkürzend brauchen wir die Bezeichnungen „D-, Dl-, Vl-, V-Arme". Vergleiche auch die Octopoden!

***) „T-Arme".

wenigstens im proximalen Teil, vierkantig, so daß Innen- und Außenkanten und zwei Seitenflächen unterschieden werden können, wie bei Protodibranchus. Die Kanten der Außenseite gehen wie dort (p. 97) in die Schirmhautverbindungen über; die der Innenfläche tragen ebenfalls je eine Reihe von tasterartigen beweglichen Anhängen, die bei Decapoden typischerweise durch einen Hautsaum, den sie stützen, miteinander verbunden sind. Wir nennen die so gebildeten, für Decapoden sehr charakteristischen Teile Schutzsäume (der Saugnäpfe) und unterscheiden daran die Schutzsaumstützen. Die von den Schutzsäumen begrenzte innere Armfläche trägt die Näpfe, deren Bau unten (p. 120) besprochen wird. Sie sind zunächst (vergl. p. 98) in zwei Reihen alternierend angeordnet, was wir so aufzufassen haben, daß (ontogenetisch) aus der einreihigen Ordnung zuerst eine zickzackförmige entstanden ist, die später in eine deutlich zweireihige übergeht, wenn nämlich die Näpfe



Textfigur 43.

Schematische Darstellung der Innenseite eines Armabschnittes von Protodecapus. Man bemerke die zickzackreihige, noch nicht eigentlich zweireihige Anordnung der Saugnäpfe, die typische Richtung ihrer Öffnungen, den Ansatz der „Taster" zwischen den einzelnen Näpfen der Zickzackreihe, wobei der eine notwendig von dem coordinierten, distal folgenden Napf abrückt und bei abgeleiteten Formen verloren gehen kann, so daß dann jedem Napf nur noch ein Taster zukommt, der proximal davon steht und mit seinem Basalpolster enger verbunden ist. Es sieht dann so aus, als ob der Taster am Napfträger entspränge oder umgekehrt, je nach der Größe (Textfig. 42). St Taster oder Schutzsaumstütze; Ss Schutzsaum.

nach links und rechts weiter auseinander weichen (vergl. die Textfig. 43 und 44 a). An den Tentakelarmen, mit Ausnahme der proximalsten Näpfe, hat sich dieser Vorgang bereits wiederholt, so daß eine vierreihige Anordnung entstanden ist.*)

Das Verhalten der Schutzsaumstützen zu den Näpfen bedarf noch einer genaueren Darstellung. Den primären Zustand zeigt Textfigur 43. Wie bei Protodibranchus entspricht jedem Napf ein Paar von Tastern oder Schutzsaumstützen, die jederseits die Lücke zwischen ihm und seinem Vorgänger einnehmen, doch bei Decapoden stets dem darauf folgenden Napf nahestehen und ihm zuzugehören scheinen. Die zweizeilige Anordnung der Näpfe bewirkt nun bei fast allen Formen eine Rückbildung (Textfig. 44 a) des weiter entfernt stehenden Tasters jedes Paares, der meist überhaupt nicht mehr zu deutlicher Anlage kommt (vergl. jedoch z. B. Abraliopsis). Diese atrophierenden Taster sind in Textfig. 43 mit Kreuzchen bezeichnet. So bleibt in Korrelation mit jedem Napf in der Regel nur ein Taster übrig, der an seinem Grunde auf derselben Armseite wie er selbst steht, und

*) Diese Komplikation der Anordnung, die sich weiterhin steigern kann und zu 16- bis 32-reihigen Formen führt, läßt sich sehr leicht verstehen. Bei Arten mit normal einreihigen Armen, aber großer Napfzahl, ordnen sich die Näpfe im Zickzack an, und zwar oft sehr regelmäßig, sobald die Arme sich stärker kontrahieren. Vielfach (z. B. Eledone cirrosa) geschieht das sogar öfter in der Ruhe. Ein individuelles Schwanken zwischen 2- und 4-reihiger Anordnung beobachten wir besonders bei Sepia elegans (s. d.).

dieses (gewöhnliche) Verhalten ist auch, der Einfachheit wegen, in den Textfig. p. 110 u. 119 für Protodecapus eingezeichnet, freilich liegt darin eine kleine Inkonsequenz.

Bei vierreihiger Anordnung der Näpfe wiederholt sich gewöhnlich der Vorgang; den Näpfen der Mittelreihe entsprechen dann überhaupt keine Stützen der Schutzsäume mehr. Doch gibt es auch Formen, bei denen die ihnen zugehörigen Taster bleiben (vergl. Textfig. 44 sowie die Kap. über die Sepiiden, Loliginiden und Ommatostrephiden).

Wenn wir weiterhin streng methodisch vorgehen wollen, müssen wir unsere Darstellung des Armapparates, besonders der Näpfe und Schutzsäume nicht wenig abändern. Obwohl nämlich eine Urform wie die obige für die bekannten Decapoden angenommen werden muß, und sich die an Lebenden und Fossilen beobachteten Tatsachen zunächst ohne weiteres auf dieselbe zurückführen lassen, so gibt es doch zwingende Gründe gegen einen unvermittelten Anschluß. Vielmehr muß dem aus strengem Vergleich resultierenden Typus der Decapoden eine weitergehende Spezialisierung zugeschrieben werden, die für die richtige Auffassung gerade der im übrigen besonders typischen Decapoden (Belemniten, Gonatus, Spirula) vorauszusetzen ist. Unsere Form war also eigentlich ein Praedecapus. Wir hatten ihr auf den Armen zwei, auf den Tentakelkeulen vier Reihen von Saugnäpfen zugeschrieben. Den eigentlichen Protodecapus müssen wir uns aber so vorstellen, daß an die erst zweizeilige, dann zweireihige Anordnung der Näpfe auf den Armen sich eine solche in zwei Zickzackreihen und dann vier Reihen angeschlossen haben, ebenso, daß die Anordnung der Näpfe auf der Tentakelkeule aus der vierreihigen in eine achtreihige überging, wie wir das etwa bei Sepia im Lauf der Ontogenese (Bd. 2) beobachten können.*) Ich nenne also erst die so entstandene Form weiterhin Protodecapus und leite erst von ihr die bekannten Belemnoidea, Sepioidea und Teuthoidea ab: die Sep. direkt, die bekannten Bel. und Teuth. aber besser indirekt durch Vermittlung eines als Metadecapus (p. 155) noch zu beschreibenden Typus.

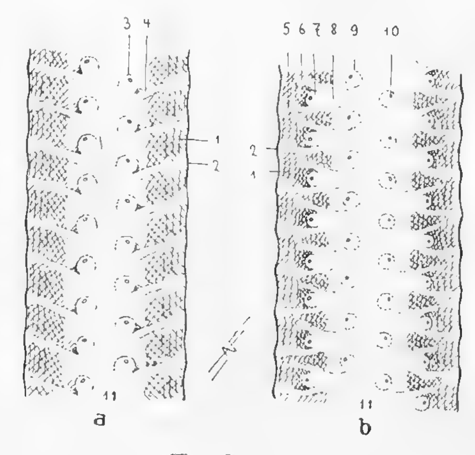
Wir müssen hier kurz die Frage streifen, welche ökologische Bedeutung der Vermehrung der Napfreihen zukommt. Natürlich geht damit Hand in Hand eine Vermehrung der Napfzahl, die auf dem einzelnen Arm auf weit über 100 steigen kann, und damit eine Verstärkung der Leistung. Andrerseits wird damit eine Differenzierung und Arbeitsteilung der verschieden gestellten Näpfe eingeleitet, die fast bei allen Decapoden deutlich hervortritt. Die Mittelreihen pflegen von den Randreihen in der speziellen Ausgestaltung mehr oder weniger merklich abzuweichen (vergl. p. 128).

Die typischen Veränderungen der Arminnenfläche beim Übergang in die vierreihige Anordnung veranschaulicht Textfigur 44.

*) Um sich diese Veränderung klar zu machen, müssen wir uns jedenfalls die ontogenetische Herausbildung jeder Anordnung der Näpfe vor Augen halten (p. 107). Daraus wird dann auch verständlich, daß oft an der früher ausgebildeten Arm- und Keulenbasis weniger Reihen als später vorhanden sind, weil der Übergang erst sekundär eintritt. So finden wir ganz am Grunde bei vierreihigen Armen häufig nur 2 Reihen (Sepia Orbignyana, Rossia macrosoma, Euprymna Morsei etc.) und nehmen dies auch für Protodecapus an. Am Anfang der Keule (Stielteil) stehen ebenfalls vielfach (Textfig. 50) erst zwei, dann vier Reihen, erst daran anschließend alle acht. Es kann nun die Grenze des Übergangs sich graduell verschieben, so daß z. B. erst auf den Armspitzen vier Reihen auftreten (Abralia Veranyi, Sepiola Steenstrupiana, vergl. auch Heteroteuthis, Sepiola atlantica) oder erst auf dem Keulenende acht Reihen (Illex).

Die vom Rande abgedrängten beiden Napfreihen, die »Mittelreihen« des Armes, bleiben auf der eigentlichen Armaxe stehen. Die zugehörigen Saumstützen (6) verkümmern, ohne typischerweise ganz zu verschwinden. Diese weiterhin als »accessorisch« bezeichneten Schutzsaumstützen verbinden sich mit den Basalpolstern der Randreihen (8), die sich samt den ihnen zugehörigen Saumstützen auf den Saum selbst hinausstrecken, so daß die Näpfe der Randreihen auf dem Saum zu stehen scheinen. In Wirklichkeit stehen sie auf einem »Pfeiler« (8), der aus zwei Stützen und dem verlängerten Basalpolster besteht und mit dem Saum verwachsen ist.

Daß die Randreihen bei mehrreihiger Anordnung auf die Schutzsäume zu liegen kommen, ist allgemein und wird noch augenfälliger, wenn die Zahl der Reihen sich vermehrt. Die Verbreiterungen



Textfigur 44.

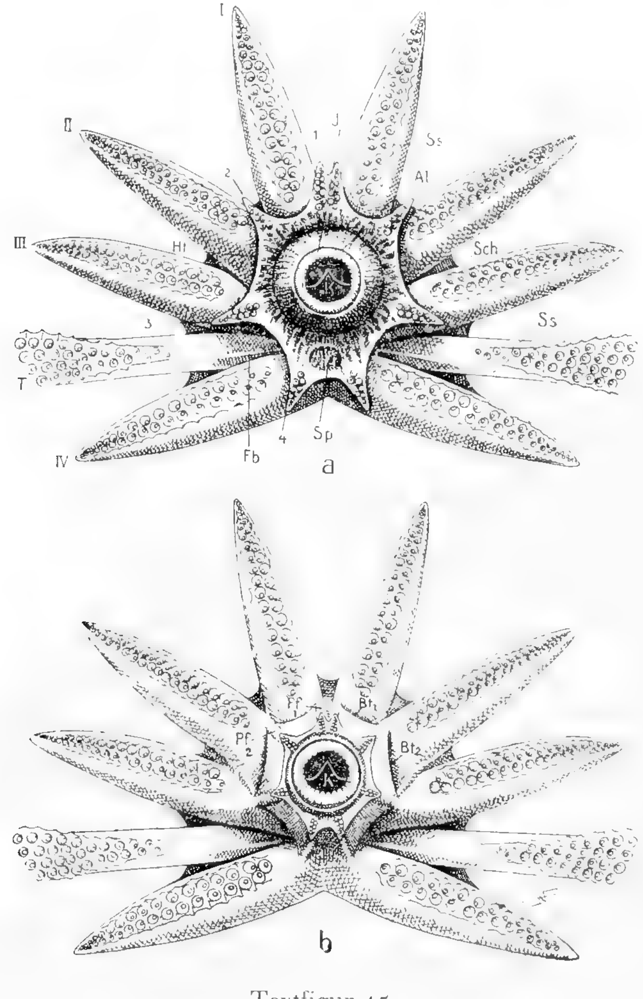
Innenfläche typischer Decapodenarme bei zwei- und vierreihiger Anordnung der Näpfe, nach deren Entfernung. Man erkennt die Basalpolster mit den Narben der abgeschnittenen Napfstiele, die (helle) Innenfläche der Arme, die (dunkeln) Schutzsäume mit den erhaltenen Stützen, die sich proximal an die Basalpolster anschließen. — Man beachte den Verlust der einen zu jedem Napf gehörigen Stütze bei a; ferner die Verbindung der verkümmerten, den Rand der Schutzsäume nicht mehr erreichenden Stützen, die (bei b) zu den medialen Näpfen gehören, mit den Basalpolstern der äußeren; endlich die Vereinigung dieses Basalpolsters mit beiden Stützen zu einem pfeilerartigen Gebilde, das die Basis jedes Randnapfes auf den Schutzsaum hinausschiebt. 1 Schutzsaum; 2 Ende einer Schutzsaumstütze, den Rand etwas vorschiebend; 3 Basalpolster; 4 damit verbundener Grund einer Stütze; 5 Stütze zum Napf einer Randreihe; 6 Stütze (verkümmert) zum Napf einer Mittelreihe; 7 Basalpolster einer Randreihe; 8 „Pfeiler", aus Basalpolster und 2 Stützen gebildet; 9 Basalpolster einer Innenreihe; 10 Narbe vom Stiel eines Napfes; 11 Innenfläche des Armes.

der Decapodenkeulen kommen wesentlich durch Bildung von derart komplizierten Schutzsäumen zustande, die einen großen Teil der Näpfe tragen.

Auf der Außenseite des distalen Teiles aller Arme, mit Ausnahme der ventralen, findet sich ein »Schwimmsaum«, der die Steuerwirkung zu erhöhen hat, welche die zusammengelegten Arme beim Rückwärtsschwimmen ausüben (Textfig. 32, p. 100). An den Ventralarmen fehlen diese Gebilde, welche die Mitte der Außenfläche jedes Armendes einnehmen. Dafür weisen sie eine andre Art längs laufender, ähnlich wirkender Hautfalten auf, die ich als Lateralsäume bezeichnen will. Das sind Verbreiterungen der seitlichen Außenkanten dieser Arme, die bis zu ihrem Grunde reichen, woselbst sie am breitesten sind und direkt die Schirmhautverbindungen zu den latero-ventralen Armen herstellen. Dieser direkte

Übergang ist dadurch möglich, daß die Tentakelarme sich aus dem Verbande der Schirmhaut herausgelöst haben, was mit der medialen und rückwärtigen Verschiebung ihres Grundes und dessen allgemeiner Befreiung von bewegung-hemmenden Bindungen (p. 120) zusammenhängt.

Auf den Tentakelkeulen sind solche Schwimmsäume besonders kräftig. Sie dürften hier eine besondere Bedeutung für die Steuerung beim Vorschnellen zum Beutefang haben. Schon in der Ruhe bedeutend länger als die sitzenden Arme, können nämlich die Tentakel durch besondere zirkuläre und transversale Muskeln im Stielteil sich momentan enorm verlängern, mindestens auf das Doppelte ihrer Länge. Für das erste Erfassen der Beute kommen nur die paar äußersten (vielfach beson-



Textfigur 45.

Aufsicht auf das Mundfeld von Protodecapus ♀ mit ausgebreiteten Armen. a) bei geöffnetem, b) bei zusammengelegtem Buccaltrichter. Man beachte zunächst die allgemeine Anordnung der Fangarme (I—IV) sowie der Buccalpfeiler (Mundarme) [1—4] und die Gruppierung der Saugnäpfe! Besonders fasse man ins Auge die Buccalmembran (Ht) zwischen den Mundarmen und die Schirmhäute (Sch) zwischen den Fangarmen, das Fesselband (Fb) am Tentakelgrund, die drei taschenartigen Vertiefungen (Buccaltaschen, Bt 1—3) jederseits zwischen Fang- und Mundarmkranz, die vertiefte Stelle (Sp) zwischen den ventralen Mundarmen auf der Innenseite der Schirmhaut, zur Aufnahme der Spermatophoren dienend (Weibchen!), das Vortreten des Mundes (Mundkegel) mit Außenlippe (Al), Innenlippe (Il) und Kiefern (H). Ss Schutzsäume.

ders differenzierten) Näpfe der etwas aus- und aufwärts gebogenen Keulenspitzen in Betracht, denen die anderen freilich blitzschnell folgen. Die Decapoden entwickeln bei diesem Vorgang eine erstaunliche Treffsicherheit, und dieser macht meist mehr den Eindruck eines Schusses als etwa eines Lassowerfens (vergl. aber die Sepioliden). Dabei werden die Fangarme beider Seiten mit den näpfetragenden Flächen zusammengelegt und wirken gemeinsam mit umso größerer Wucht und Sicherheit.

Morphologisch können wir am Tentakelarm folgende Teile unterscheiden: 1. den napflosen »Tentakelstiel«, dem an den übrigen Armen eine kurze meist kaum beachtete proximale Partie entspricht; 2. die näpfetragende »Tentakelkeule«. An der letzteren treten mehr oder weniger deutlich 4 Abschnitte hervor: a. der »Stielteil«, dem Stiele noch wesentlich ähnlich, aber mit einer Zickzackreihe oder zwei Reihen von Näpfen besetzt; b. der verbreiterte »Handteil« mit den mehrreihigen, z. T. vergrößerten Näpfen; c. der zulaufende »Distalteil«; d. der »Endteil« mit wenigen leicht modifizierten Näpfchen (vergl. Kap. 5).

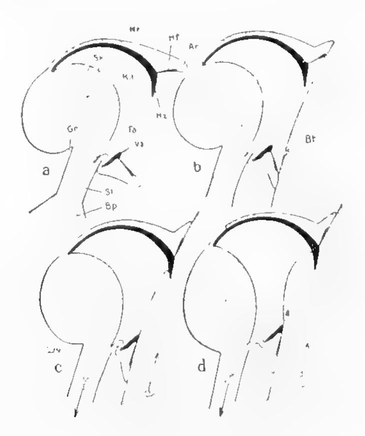
Auf den Textfig. p. 119, a und b kann man erkennen, daß die Basis des Tentakels sich nicht nur aus dem Verbande der Schirmhaut gelöst hat,*) sondern zwischen dem 3. und 5. Arme in die Tiefe versenkt ist, wobei nur das von der Mitte der Innenfläche stammende »Fesselband«, in dessen Rand die abführende Vene verläuft, in der Ebene der übrigen Arme verharrt.

Die um die so versenkte Basis des Tentakelstieles gebildete »Tentakeltasche« kann zunächst den Arm, oder auch nur einen wesentlichen Teil von ihm, durchaus nicht aufnehmen; wohl aber kann darin der proximale Teil des Stieles durch einfache Verkürzung eingezogen werden (vergl. Rossia). Die Tentakel werden beim ruhigen Schwimmen (Protodecapus ist als rein nektonisch zu denken) mit den anderen Armen gerade ausgestreckt, die Spitzen der letzteren zusammengelegt, wie dies schon für Orthoceras und Protodibranchus angenommen wurde (Textfig. p. 100).

Die Saugnäpfe der Decapoden (Textfig. p. 98) sind sehr beträchtlich weitergebildet, vor allem zur Mechanisierung der Funktion. Wir unterscheiden an ihnen zunächst dieselben Teile wie bei Protodibranchus und den Octopoden, nämlich Randring, Haftring und Saugkammer, mit Kammerboden, Kammerring und Kammerrand, sowie einen Träger. Aber der Kammerboden ist verdickt (»Saugpolster«) und mit dem Träger (»Basalpolster») nur noch durch einen dünnen »Stiel« verbunden. Diesem gegenüber ist er auf der Innenseite trichterförmig, exzentrisch eingesenkt und am Rand eigentümlich lose (häutig) mit der Kammerwand verknüpft. So vermehrt ein Zerren am Stiel (bei Befreiungsversuchen des Opfers) rein mechanisch die haftende Kraft des Napfes, indem das Saugpolster zurückgezogen wird (Textfig. 46). Die Kammerwand ist bei dieser Art der Saugwirkung nur noch passiv beteiligt; sie stützt auch die Saugkammer nicht mehr durch Muskelwirkung, sondern rein mechanisch, indem sie von einer sehr festen Cuticularschicht, dem »Hornring«, ausgekleidet ist. Ebenso ist der Haftring cuticularisiert, und zwar trägt seine Cuticula eigentümlich regelmäßig angeordnete Rauhigkeiten, Papillen oder Zähnchen, die das Abgleiten verhindern. Viel stärkere Zähne ähnlicher Art (Taf. 13, Fig. 6) stehen da, wo der Haftring mit dem Hornring zusammenstößt, d. h.

*) Vergl. das Verhalten des Hectocotylus bei Argonautiden!

auf dem Rand des letzteren. Indem diese beim festen Anhaften des Napfes, bei dem sich der Haftring dem Opfer anschmiegt, in dessen Haut eingepreßt werden, verstärkt sich die Wirkung des Organs sehr beträchtlich, besonders, wenn diese Haut weich und nachgiebig ist (vergl. p. 127). Der Saugnapf hat dann zugleich die Funktion einer Krallenpfote, der er oft auch recht ähnlich sieht (Taf. 15, Fig. 1, 7). Der Randring ist glatt und weich und vermittelt das erste Haften des Napfes, das sich, wie wir ge-



Textfigur 46.

Saugnäpfe von Illex Coindeti in verschiedenen Stadien der Funktion. Schematische Medianschnitte, stark vergrößert. a) Ruhestellung; b) erstes Haften an glatter Fläche; c, d) Wirkung der Fluchtversuche des Opfers und des Gegenzuges durch den Räuber (Pfeile!). Gr Grube, in der der Napfstiel sitzt; Sk Saugpolster; Ka Saugkammer; Hr Hornring; Hf Haftring; Ar Randring; Hz Hauptzahn; Fa Falte, eigentlich die schmalste Stelle des unter der exzentrischen Grube liegenden Teiles des Saugpolsters; Vz schwächerer Zahn; St Stiel; Bp Basalpolster; Bt Beute. — Man beachte die im Prinzip mit Textfig. 29c übereinstimmenden Verhältnisse, von denen jedoch die stark exzentrische Befestigung des Napfstieles und der Mangel des Ringmuskels in für die Teuthoiden bzw. Oegopsiden spezifischer Weise abweicht. Die hier dargestellte Funktionsweise ist rein mechanisch, kann auch 24 Stunden nach dem Absterben wenn schon Fäulnis eingetreten ist, noch beobachtet werden. Die Ablösung des haftenden Napfes erfolgt, gleitend, ohne jeden Widerstand, wenn kein Zug ausgeübt wird.

sehen haben, bei Zerrung rein mechanisch verstärkt. Infolgedessen ist ein besonderer Mechanismus zur Ablösung erforderlich: eine Gruppe von Muskelelementen, auf der Außenseite des Napfes an der höchsten Stelle des Kammerrandes, bewirkt, daß hier Rand- und Haftring von dem erfaßten Gegenstand abgezogen werden kann, so daß von einer Randstelle außen Wasser in die Saugkammer eintritt. Außerdem habe ich beobachtet (z. B. an Loligo vulgaris), daß bei maximaler Zerrung der festhaftenden Näpfe ein Gasbläschen in die Saugkammer eintritt, wie es scheint, aus der Einsenkung heraus, die auf dem Kammerboden (Saugpolster) dem Ansatz des Stieles gegenüber liegt. Vielleicht kommt für die Ablösung auch der Muskelring in Frage, der die hinterste Partie der Kammerwand umgibt (Taf. 15, Fig. 7). Da er den ganzen Oegopsiden, soweit ich beobachten konnte (Ctenopteryx?), fehlt, so kann er nicht von essentieller Bedeutung sein (auch bei Loligo ist er nicht völlig geschlossen, nur die Sepioidea [s. d.] zeigen ihn voll ausgebildet). — Die Saugnäpfe von Protodecapus sind nicht mehr, wie die der Octopoden und von Protodibranchus, streng radialsymmetrisch gebaut, sondern bilateral. Die (vom Munde aus) distale Kammerwand ist höher als die proximale, der distale Kammerrand stärker bezahnt;

auch der Ansatz des Stieles ist exzentrisch, nämlich dem proximalen Rande der Kammerbodens genähert, ebenso die ihm gegenüberliegende Vertiefung. Wenn der kleine Muskel median auf der Außenseite der distalen Kammerwand, der den Haft- und Randring abzieht, sich kontrahiert, wird eine Deformation erzeugt, die (Tafel 12 und 13) an den konservierten Näpfen fast immer sichtbar ist.

Besonderes Interesse bietet die Mundgegend. Innerhalb des Fangarmkranzes finden wir nämlich, wie bei Protodibranchus und den Tetrabranchiaten, einen »Mundarmkranz«, bei Decapoden Buccaltrichter genannt. Er besteht aus 8 kleinen, stark rudimentären Armen (»Buccalpfeilern«), die aber auf der Innenseite wie zuerst (p. 116) die Fangarme je zwei Reihen von Saugnäpfen tragen. Sie sind durch eine verhältnismäßig mächtige Schirmhaut verbunden, deren Innenfläche runzlig und warzig ist (p. 119). Innerhalb des Buccaltrichters erhebt sich der »Mundkegel«. Er kann zurückgezogen oder mächtig vorgestreckt werden und ist von einer tiefen Ringfurche umgrenzt. Auf der Außenseite des Buccaltrichters (Textfig. p. 119, b) treten die Mundarmrudimente oder Buccalpfeiler leistenartig deutlich vor, und man erkennt hier auch ihre Basis, die je einer Fangarmwurzel zugeordnet ist: die oberen 4 Buccalpfeiler setzen an den medialen Innenkanten der oberen 4 Fangarme an, das 3. Paar mehr auf der ventralen Seite der 3. Arme, das 4. Paar medial auf dem ventralen Fangarmpaar. Diese Ansätze haben keinen direkten Zusammenhang mit den proximalen Enden der Schutzmembranen irgendwelcher Arme.

Die dorsalen Buccalpfeiler sind einander stark genähert und verschmelzen bei den meisten Decapoden schon als Anlagen (vergl. Bd. 2). Das entstehende Gebilde übernimmt dann die Beziehungen zu beiden Dorsalarmen, verhält sich aber im übrigen als eine einzige einheitliche Armanlage. Sie enthält nur ein einziges Ganglion und zwei Reihen von Näpfchen, wie die anderen Buccaltrichterstützen. Vielleicht darf ähnliches schon bei Protodecapus angenommen werden (vergl. aber Kap. 9 u. 12).

Der Mund zeigt keine wesentlichen Besonderheiten. Der Rand der Innenlippe nimmt den Umkreis der Schnittfläche des abgestutzten Mundkegels ein (s. oben p. 119), der bei Decapoden meist deutlicher als bei den Octopoden hervortritt.

Die Kiefer der Decapoden unterscheiden sich von denen der Octopoden durch die besonders kräftigen Beißfortsätze, die mehr oder weniger deutlich abgesetzt sind (Taf. 17). — Die Radula der Decapoden zeigt keine mit Sicherheit erschließbaren typischen Sondermerkmale, sondern entspricht der allgemeinen, schon für Protodibranchus gegebenen Charakteristik (Textfig. p. 100, Taf. 14, Fig. 1).

Eine wesentliche Neuerung weist der Trichterapparat von Protodecapus auf. Während er nämlich bei Tetrabranchiaten und Protodibranchus nur dorsal durch die Nackenscheibe eine festere Verbindung mit dem Mantel hatte, entwickelt sich bei allen Decapoden, doch meist erst postembryonal, eine ähnliche Verbindung auch ventral, in Gestalt der »Schließ-« oder »Trichterknorpel« (Textfig. p. 124). Diese stellen typischerweise, ähnlich wie die gewöhnlich als Nackenknorpel bezeichnete Nackenscheibe, von einer Kante umgrenzte, mindestens im hinteren Teil verknorpelte, harte Flächen dar, die am Mantel innen adhärieren und hier gleiten können, ohne die Adhäsion aufzugeben. Bei Protodecapus sind es längs gestellte, schmale Ovale mit leicht rinnenförmiger Vertiefung. Ihnen gegenüber finden sich auf der Innenseite des Mantels feine Längsleisten (»Mantelknorpel«),

deren Gewebe ebenfalls fester als die übrige Masse des Mantels ist, ohne doch regelmäßig verknorpelt zu sein. Wie die Gleitfläche, die dem Nacken gegenüber liegt (»Kragenhafte«), sind diese Leisten länger als der gegenüberliegende Adhäsionsapparat und reichen nach vorn bis zum freien Mantelrand. Durch diese Gebilde ist der Trichterapparat in der Mantelöffnung hochgradig fixiert, und damit sind für die Steigerung seiner Leistungsfähigkeit wichtige Voraussetzungen erfüllt. Auch diese Neuerung erscheint also nicht nur als eine Komplikation der Form, sondern auch als ein Fortschritt der Anpassung in einer Richtung, die wir schon nachgewiesen haben (p. 100).

Was die Bezeichnungen anbelangt, so schlage ich vor, die Ausdrücke Trichter-, Mantel-, Nackenknorpel weiterhin durch »Trichter-, Mantel-, Nacken- und Kragenhafte« zu ersetzen; denn die Verknorpelung dieser Teile ist keineswegs allgemein und durchaus kein wesentlicher Charakter für sie. Diese Termini sollen jedenfalls im Folgenden angewandt werden.

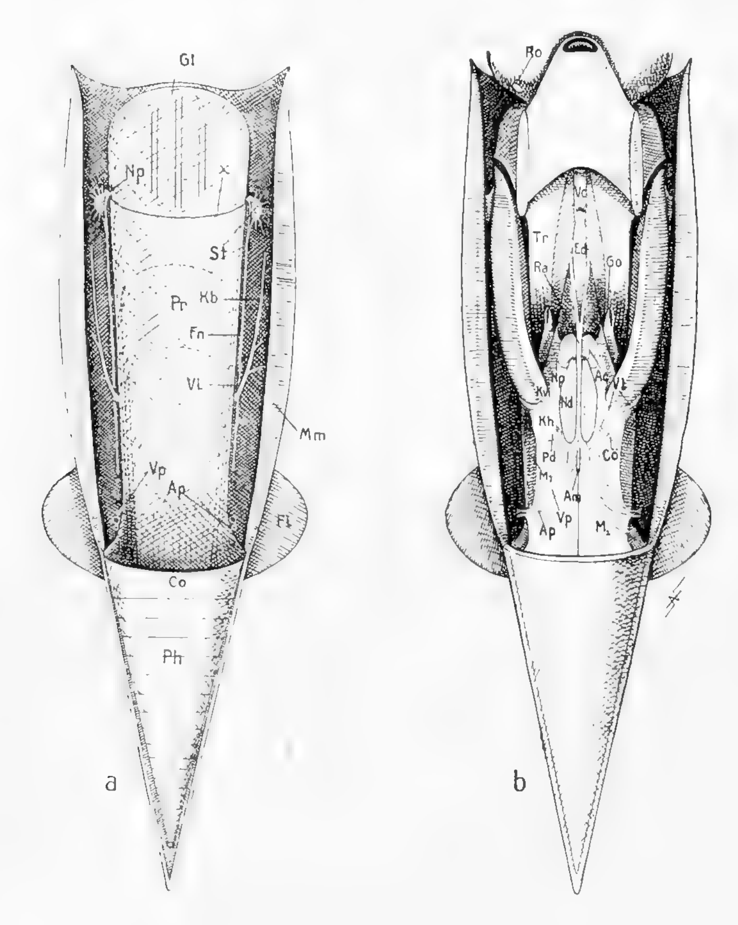
Trotz diesem »Schließapparat«, der Mantel und Trichter verbindet, bleibt das Gleiten des Trichterapparates innerhalb der Mantelöffnung von vorn nach hinten möglich, und man sieht den Vorteil davon leicht ein: das Tier kann die ausgiebigsten und kräftigsten Schwimmbewegungen machen (s. p. 100), ohne die solide Verbindung zwischen den gegeneinander bewegten Teilen lösen zu müssen. Die Möglichkeit des Gleitens ist speziell wichtig für die Mitwirkung der mächtig werdenden Kopffuß- und Trichterretraktoren, die das Volumen der Mantelhöhle rhythmisch verringern helfen.

Die Organe der Mantelhöhle von Protodecapus verhalten sich im wesentlichen wie die von Protodibranchus (p. 101), doch sind einige Besonderheiten nicht zu übersehen. Die Kiemen sind sehr lang und kräftig, wie es der Zunahme der Muskelleistung entspricht. Der mächtige Tintenbeutel ist vergrößert und durch die Haut hindurch sichtbar, freilich mehr durch seine Gestalt, als etwa durch die Farbe seines Inhalts, da er von einer glänzenden Haut (Argentea) überzogen ist. Die Geschlechtsfortsätze stehen beträchtlich vor und sind nur in der Jugend von der Kiemenwurzel verdeckt; später werden sie allmählich gegen den After vorgeschoben (Textfig. 47 b).

Das Proostracum der Schale ragt bei mäßiger Füllung der Eingeweide über den Abdominalkomplex seitlich hinaus, wie dies auch für Protodibranchus (Textfig. p. 101) angedeutet wurde. Es ist hier noch vom primären Mantel (p. 94) bedeckt, während der Muskelmantel erst am Rande ansetzt (vergl. z. B. Loligo vulgaris).

Von den weiblichen Organen in der Mantelhöhle gilt zunächst das bei Protodibranchus (p. 105) Festgestellte. Der »weibliche Geschlechtsfortsatz«, d. h. der vorragende Teil des Geschlechtsleiters, ist an der Basis mächtig verdickt und enthält hier die Eileiterdrüse, die innerlich etwa wie die Nidamentaldrüse gebaut ist und mit ihr am Aufbau der Eihüllen zusammenwirkt.

Die Nidamentaldrüsen entstehen, wie schon bei Protodibranchus angedeutet wurde (Textfig. p. 101 u. 105), an typischer Stelle durch Versenkung einer unbedeutenden Ectodermstelle, über der sich eine Ringfalte beutelartig zusammenzieht (vergl. Nautilus, p. 74). In jedem Beutelchen entstehen nachträglich die Drüsenlamellen, und es vergrößert sich weiterhin nach vorn und hinten, wobei es auf dem Abdominalkomplex allmählich etwa den Raum eines Nierensackes einnimmt (Textfig. 47 b,



Textfigur 47.

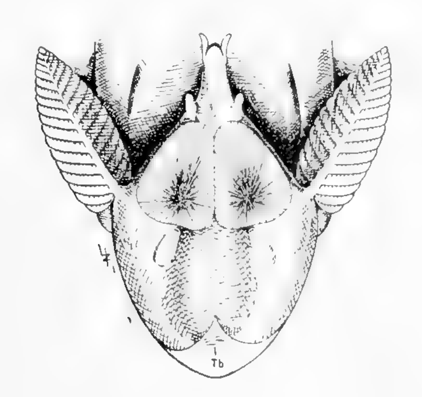
Schalen- und Mantelhöhlensitus von Protodecapus. a) Schalensitus. Der Mantelsitus ist ausgeräumt, so daß nur die seitlichen Mantelpartien mit Adnexen und die Schale erhalten bleiben. Im wesentlichen stimmt alles mit Textfig. p. 104, d. h. Protodibranchus, überein, die ja, da die primäre Schale der Octopoden unbekannt ist, fast nur auf Grund des auch hier verwerteten tatsächlichen Verhaltens der Decapoden konstruiert wurde und sich nur durch engeren Anschluß an die Tetrabranchiaten auszeichnet.

Gl Kragenhafte, bzw. Adhäsions- und Gleitfläche für die Nackenhafte; Np Nervus pallialis, hintere Grenze der dors. Mantelhöhle; St Stellarganglion; Kb Kiemenband, Ansatz am Mantel; Pr Proostracum; Fn Flossennerv; Vl Vena pall. lat., Verlauf auf der Mantelinnenseite; Mm Muskelmantel-Anschnitt; Vp Vena pall. post., Eintritt in den Mantel; Ap Art. pall. post.; Fl Flossen; Co Conothek; Ph Phragmoconus.

b) Mantelsitus nach Entfernung des ventralen Teiles des Muskelmantels. Man beachte besonders die Trichterhaften, den durchscheinenden Tintenbeutel, die nach vorn verlagerten Nierenpapillen (Np), die Gestalt und Heftung der Kiemen, den Übergang der Mantelgefäße in den Mantel (Vl, Vp, Ap), die Ausbildung des Septum pallii med. und der Geschlechtsorgane. Das Tier ist als unreifes Weibchen gedacht, trägt also accessor. Nidamentaldrüsen (Ac), zwischen den Nierenpapillen gelegen, und eigentliche Nidamentaldrüsen (Nd), über den Nierensäcken liegend, sowie jederseits aus den Kiemenwurzeltaschen herauswachsende, mächtige Geschlechtsfortsätze (Go), mit nach vorn und außen gerichteter Mündung. — Ro Riechorgan; Vc Vena cava; Tr Trichterretraktor; Ed Enddarm; Ra Musc. rectus abd.; Go Geschlechtsfortsatz; Ac Acc. Nidamentaldrüse; Vp Nierenporus; Kv Kiemenvene; Nd Nidamentaldrüse; Vl Vena pall. lat.; Kh Kiemenherz; Pd Pericardialdrüse; Cö Kiemenherztasche des Cöloms; M_1, M_2 Reste des primären Mantels; Am Art. pall. med.; Vp Vena pall. post.; Ap Art. pall. post.

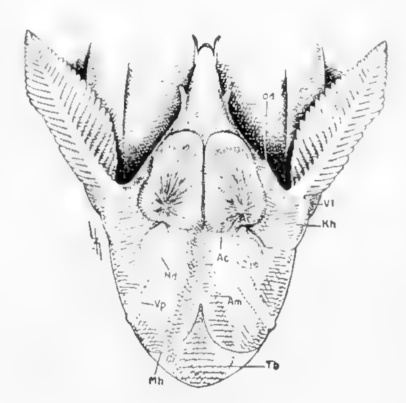
vergl. z. B. Loligo vulgaris). Die entwickelten Nidamentaldrüsen sind massige, weißliche Gebilde, deren lamellösen Bau man durch die Haut hindurch erkennt (Taf. 7, Textfig. 49). Die Spalten zwischen den buchartigen Blättern öffnen sich gegen einen ebenfalls durchscheinenden Längsspalt, der das Sekret zur vorne gelegenen Öffnung führt.

Vor den Nidamentaldrüsen, typischerweise in dem Raum medial zwischen den Nierenpapillen, legen sich etwas später die beiden »accessorischen Nidamentaldrüsen« an (vgl. DÖRING 1908). Es sind zunächst zwei rundliche Flecke verdickten Epithels, auf denen dann ein System radialer Leisten und Rinnen (Textfig. 48) zur Ausbildung kommt. In jeder Rinne entstehen, vom Zentrum aus in regelmäßiger Reihe, stärker vertiefte Grübchen, die Anlagen der Drüsentubuli. Von diesen sind also immer die zentraleren den peripheren in der Entwicklung voran; doch nehmen sie zuletzt, indem sie sich



Textfig. 48.

Mantelsitus einer jungen Sepia elegans. $^6/_1$. Folgende Teile sind festzustellen: die Afterpapille, dahinter seitlich die beiden Nierenpapillen, dahinter die Anlagen der accessor. Drüsen mit ihrer radialen Struktur. Im Zentrum treten bereits die Anlagen der Drüsentubuli auf. Weiter hinten die kleinen Nidamentaldrüsen zu beiden Seiten des hier weit nach hinten dringenden Tintenbeutels (Tb), um diesen läuft die Art. pall. med. herum, die am Übergang in den Mantel abgeschnitten ist. Rechts und links von dieser Stelle die hintere Grenze der Mantelhöhle, die nicht ganz das hintere Körperende erreicht. Man sieht ferner die hinteren Teile der Trichterretraktoren, die Kiemen und, dahinter leicht angedeutet, durchscheinend, die Kiemenherzen.



Textfig. 49.

Eine der vorigen entsprechende Figur nach einer jungen Sepia Orbignyana. $^2/_1$. Man erkennt die Weiterbildung der Nidamentaldrüsen (Nd) und der acc. Nidamentaldrüse (Ac), an der die Bildung von Drüsentubuli (dunkle Zone) gegen den Rand und nach vorne insbesondere fortschreitet. Od der juvenile Geschlechtsfortsatz; Vl Vena pall. lat.; Kh Kiemenherz; Am Art. pall. med.; Vp Vena pall. post.; Tb Tintenbeutel; Mh hintere Grenze der Mantelhöhle.

zusehends vertiefen, alle den gleichen Bau an und machen aus der Drüse ein polsterartig massiges Gebilde (Taf. 2, Fig. 2), dessen ganze Oberfläche zunächst dichtgedrängt mit radialen Reihen von Drüsenporen besetzt ist. Später zieht sich die Haut vom Rande her über diesem Polster zusammen (vergl. das Kapitel Sepia), so daß die Mündungszone allmählich konzentriert wird, während die randständigen Teile der Drüsenmasse von normaler Haut überdeckt werden. Hierbei werden die vorübergehend enormen Drüsen allmählich kleiner, während die zuerst minimalen Nidamentaldrüsen wachsen

und die accessorischen rasch überholen. Sie überragen schließlich das verengte Mündungsfeld der letzteren zum Teil, und es hat den Anschein, als ob eine Zusammenwirkung der Absonderung beider Drüsen damit vorbereitet würde. Über ihre Natur, besonders aber über die Bedeutung der accessorischen Drüsen, ist nichts Zuverlässiges bekannt. Wahrscheinlich ist das zähe, klebrige Sekret der Nidamentaldrüsen schwer verwendbar, und es mag der Schleim der accessorischen Drüsen bei der Herstellung der Eihüllen als mechano-chemisches Reagens dabei Hilfe leisten. (Man vergleiche aber auch das Kapitel der Sepioliden über das Leuchten dieser Organe.) Jedenfalls ist aber die Mitwirkung der accessorischen Drüsen nicht unentbehrlich, da sie den Oegopsiden (flottierende Laichmassen!) fehlen und sich nur bei den Loliginiden und Sepioiden finden, die ihre Eier festheften.

Auch für die äußeren Teile von Protodecapus ist ein Geschlechtsdimorphismus anzunehmen. Er muß sich auch hier schon in den allgemeinen Körperproportionen ausprägen, nämlich durch relative Vergrößerung des Kopfes, Verstärkung des Armapparates beim ♂, die mächtigere Entwicklung des Hinterkörpers (und der Schale) beim ♀ (vergl. das Kapitel Illex). Wahrscheinlich zeigt letzteres auch schon die deutlich stärkere Ausbildung der Tentakelarme, die bei sehr vielen weiblichen Decapoden (Sepioliden, Loliginiden, Ommatostrephiden u. a.) vorkommt und erlaubt, die Materialien für die riesigen Eimassen herbeizuschaffen.

Die Hectocotylisation (p. 86) von Protodecapus besteht in einer Vergrößerung der Saugnäpfe auf dem proximalen und mittleren Teil aller Arme, wie bei Protodibranchus, sowie einer geringen Spezialisierung der normalen Teile des linken Ventralarmes für die Übertragung der Spermatophoren. Die Umbildung des Begattungsarmes kann hier nur sehr gering sein, da die Hectocotylisation innerhalb der Decapoden später recht verschiedene Wege geht, auch dann, wenn als eigentlicher Hectocotylus noch derselbe Arm wirkt. Ein allgemeiner Typus ist nicht aufstellbar; doch ist der linke Ventralarm so häufig und bei so vielerlei Formen als Begattungsarm bevorzugt, daß wir darin nur eine Reminiszenz des Urzustandes aller Decapoden sehen können.

Befestigt werden die Spermatophoren bei der Begattung an der typischen Stelle, d. h. unter dem Munde, nämlich (Textfig. p. 119) an einer besonders vorbereiteten Partie ventral auf der Innenseite der Buccalhaut.*)

c. DIE TYPISCHE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG

Im allgemeinen gilt für die typische postembryonale Entwicklung der Decapoden das bei Dibranchiaten überhaupt (p. 107) Festgestellte (Textfig. p. 108). Den freien Jugendstadien (Textfig. p. 94, d) kommen aber bereits die spezifischen Decapodenmerkmale zu, wenngleich diese noch weniger als später betont erscheinen. Im Armapparat weichen nämlich in den jüngsten Stadien der meisten Decapoden (ausgenommen solche mit besonders großen Eiern, die erst spät ausschlüpfen) die Tentakelarme erst wenig von den anderen ab, und die Näpfe sind noch indifferent (Textfig. p. 98): sie werden in einer

*) Bekanntlich werden aber in verschiedenen Gruppen die Spermatophoren auch direkt in die Mantelhöhle übertragen, oder das Verhalten schwankt, wie bei Loligo (s. d.).

einfachen Reihe angelegt, jedoch rasch im Zickzack rechts oder links abgedrängt (Bd. 2 Taf. 21). So entsteht die zweizeilige Anordnung, geht aber bald in die vierzeilige über, wenn die beiden Zeilen der Zickzackreihe wieder zickzackförmig werden. Am Grunde aller Arme bleibt beim Typus die zweireihige Gruppierung bestehen, am Grunde der Keule folgt darauf zunächst die vier-, dann die achtreihige (s. p. 117). Der Buccaltrichter wird nur durch die papillenartigen Anlagen der Mundarme (Buccalpfeiler) dargestellt, die erst später auswachsen, Näpfe anlegen und durch Schirmhäute in Verbindung treten. Die Trichter- und Mantelhaften fehlen noch, und die Geschlechtsorgane in der Mantelhöhle sind erst angelegt (vergl. Bd. 2). Die Geschlechtsunterschiede im Armapparat und den Körperproportionen kommen erst bei reifenden Tieren zum Ausdruck.

Spezifische Jugendmerkmale weisen Schale und Flossen auf. Die erstere zeigt zunächst natürlich noch keine Scheide (Periostracum) und, wenn diese sich anzulegen beginnt, fehlt doch ein eigentliches Rostrum (vergl. Sepia und Spirulirostra), das erst nach Bildung einer Reihe von Kammern deutlich wird.

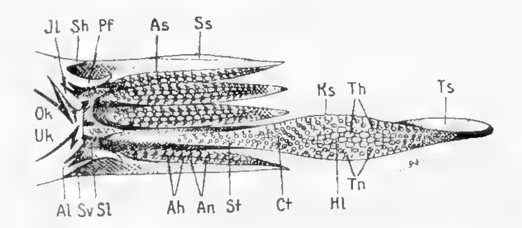
Die Flossen sind verhältnismäßig klein und, speziell nach der Längsausdehnung des Körpers, wenig entwickelt; ein Ohrläppchen haben sie ebenso wenig wie eine Seitenecke (alle Decapoden, vergl. die jüngsten Stadien der Oegopsiden). Es sind einfache rundliche Läppchen, die am Ansatz die größte Breite zeigen (vergl. Bd. 2 Taf. 8, sowie Textfig. 66).

d. DIE ABWANDLUNG DES DECAPODENTYPUS

Die Metamorphose läßt sich nach drei Richtungen verfolgen, die den Unterordnungen Belemnoidea,*) Teuthoidea und Sepioidea (p. 46—49) entsprechen. Während davon die letzte durchaus selbständig ist (vergl. Kap. 37), weisen die beiden ersten engere Beziehungen auf, die zur Annahme einer besonderen Urform führen. Wir wollen sie als Metadecapus bezeichnen. Bei ihr gesellt sich zur Komplikation in der Anordnung der Saugnäpfe die der Organe selber. Ein Teil von ihnen wandelt sich nämlich postembryonal zu Haken um, wie wir solche von den Belemnoidea und Teuthoidea vielfach kennen. Schon bei Protodecapus ließen wir (p. 121) die Zähne auf dem distalen Rande der Hornringe beim Festhalten der Beute als Krallen mitwirken, besonders den mittleren Zahn, der ja vielfach (Taf. 12) durch Stellung und Größe hervortritt. Nun kann von den Näpfen ein Teil mehr die Saugnapf-, ein Teil mehr die Krallenwirkung übernehmen. Zweckmäßig wären für letztere die Näpfe, die zum Festhalten der bereits erhaschten Beute dienen, d. h. die größeren, proximaleren, die oft nicht so rasch wie die kleinen terminalen als Saugnäpfe sicheren Halt finden können, z. B. an ebenen, harten Krebspanzern. Auch möchten die zweierlei Waffen gegen verschiedene Opfer (weich-

*) Diagnose: Belemnoidea sind fossile Decapoden mit wohl erhaltenem, gestrecktem Phragmoconus, die, soweit bekannt, auf den Armen oder doch einem Teil derselben Haken trugen. — Natürlich wäre auch unser Typus der Decapoden überhaupt und somit die hypothetischen Vorfahren der recenten Decapoden den Belemnoidea anzureihen; es müßte aber, falls solche Formen wirklich bekannt würden, der 2. Teil der Diagnose unterdrückt werden und die Unterordnung erschiene dann vollständig als Kerngruppe (p. 16) der ganzen Ordnung.

häutige und hartschalige) gerichtet werden. Tatsächlich gibt es eine recente Art, die hier als Führer dienen kann und mich überhaupt auf den Gedanken gebracht hat, daß die Umwandlung der Näpfe in Haken eine sinnvolle Arbeitsteilung bedeutet, nämlich Gonatus Fabricii (s. d.). In Anknüpfung an sie nehme ich an, daß die postembryonalen Stadien von Metadecapus nur auf den beiden Innenreihen der Arme und den vier Innenreihen der Tentakelkeulen (die sich auch als zwei Zickzackreihen darstellen mögen) zur Umwandlung der Näpfe in Haken schreiten, während die einfachen Randreihen der Arme, die Zickzack-Randreihen der Keulen, sowie die proximalen und distalen Partien aller Fangarme die primitive Bezahnung der alten Saugnäpfe beibehalten. Von derartigen Zuständen aus lassen sich am besten (und dies ist ja maßgebend) die mannigfaltigen Verhältnisse der fossilen und recenten Decapoden verstehen.



Textfigur 50.

Anordnung der Saug- und Hakennäpfe bei einem Jugendstadium von Metadecapus. Die Arme zeigen vier Reihen von Näpfen, die Tentakelkeulen auf dem Handteil vier Zickzack- oder acht einfache Reihen. An den ersteren sind die zwei Innenreihen des mittleren Teils, an den letzteren die vier Innenreihen des Handteiles im Begriff, sich zu Haken umzubilden.

Il Innenlippe; Sh Schirmhautverbindung; Pf dorsaler Buccalpfeiler (Mundarm); As Schutzsaum; Ss dorsaler Schwimmsaum; Ks Schutzsaum der Keule; Th Hakennäpfe der Tentakelkeule; Ts Schwimmsaum des Tentakels; Tn Tentakelnäpfe; Hl Innenfläche der Tentakelkeule (Handteil); Ct Carpalteil; St Stielteil; An Armnäpfe (Randreihe); Ah Hakennäpfe des Armes (Mittelreihe); Sl Schirmhaut des Buccaltrichters; Sv ebenso, medioventral; Al Außenlippe. Die Figur ist ohne weiteres mit der Hauptfigur (Textfig. p. 110) zu kombinieren, und man erhält so ein Gesamtbild von Metadecapus.

Zur weiteren Beleuchtung der angenommenen Verschiebung müssen wir in Betracht ziehen, daß auch bei den Sepioidea mit vierreihig (typisch) angeordneten Näpfen auf den Armen, ebenso bei allen Decapoden mit vierreihigen Tentakelkeulen, die Innen- und Außenreihen sich differenzieren, wenn auch in geringerem Grade, so doch im selben Sinne (vergl. Sepia officinalis). Die Erscheinung, die wir bei Gonatus so ausgeprägt finden und für die »Metadecapoden« als typisch ansehen, geht also auf eine allgemeinere zurück, und wir könnten uns fragen, ob wir sie nicht schon für die Charakteristik von Protodecapus hätten verwerten sollen (p. 120). Dazu schien sie mir freilich zu wenig prägnant zu sein, so daß der Hinweis an dieser Stelle genügen mag.

Die Gonatus-artige Ausbildung von Näpfen und Haken erscheint im übrigen nicht ohne weiteres als die primäre der genannten Gruppe. Da nämlich die meisten der verhältnismäßig zahlreichen recenten Decapoden mit Haken auf den Armen zwei, auf den Tentakelkeulen vier Reihen von Haftorganen aufweisen, so könnte man glauben, auch die Urform habe dieses Verhalten gezeigt und es bei den Abkömmlingen beibehalten. Dies liegt um so näher, als der zweireihige Zustand der Arme (p. 116)

ohnehin für eine frühere Vorstufe anzunehmen ist. Doch würde es damit völlig unmöglich, Gonatus, eine auch sonst primäre Gattung, sowie die vielen hakenlosen Formen auf eine naturmäßige Weise herzuleiten. Denn von einem solchen Zustande aus führt kein gangbarer Weg zu diesen allen. Wenn die Arme, wie anscheinend schon bei den fossilen Belemnoidea und Teuthoidea, auf dem größten Teil ihrer Länge nur zwei Reihen hochdifferenzierter, keineswegs napfartiger Haken trügen, wäre eine Rückkehr zu typischen Saugnäpfen ausgeschlossen. Dies um so mehr, als auch die napfartigen ontogenetischen Vorstadien (vergl. p. 131) durchaus keine vollentwickelten typischen Näpfe darstellen, solche also nicht als Hemmungsbildungen wieder auftreten konnten. Jedenfalls würde obige Annahme einen ganzen Knäuel von weiteren Annahmen (Konvergenzen, Parallelentwicklungen u. dergl.) nötig machen, was zu vermeiden uns oberstes Prinzip ist (p. 10). Aus typischen Saugnäpfen können durch Metamorphose (phylogenetisch) wohl Haken, nicht aber aus solchen wieder Saugnäpfe gebildet werden, weil letzteres lauter ökologische Rückschritte voraussetzen würde, was naturwidrig (p. 10) erscheint, wenn man den speziellen Vorgang der Umbildung in Betracht zieht (p. 130).*)

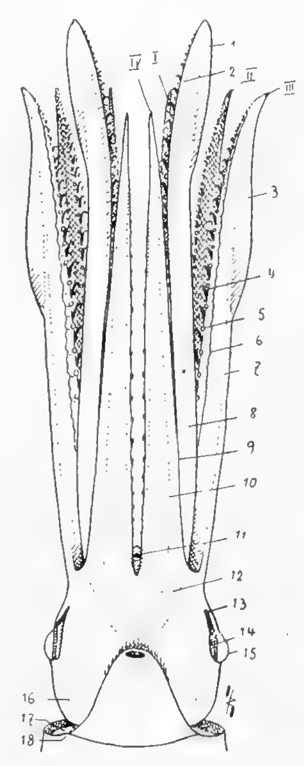
Diese Voraussetzungen erlauben dagegen auf sehr einfache und naturmäßige Art, zu allen speziellen Differenzierungen und Anordnungen von Näpfen und Haken innerhalb der »Metadecapoda« zu gelangen. Besonders läßt sich leicht das Verhalten derjenigen Formen auffassen, bei denen entweder Näpfe oder Haken allein in zweireihiger Ordnung auf den Armen, in vierreihiger auf den Tentakelkeulen vorhanden sind. Näpfe sowohl als Haken werden ja in funktionsfähigem Zustand bei der Ausgangsform vorausgesetzt. Lediglich die Überhandnahme der einen auf Kosten der anderen (p. 127) unter Vereinfachung der Anordnung ist anzunehmen und dabei die letztere als Hemmung der typischen Entwicklung (p. 117) aufzufassen. Die Näpfe der Randreihen mußten in die Mittelreihen oder umgekehrt eingeordnet werden, am ehesten wohl so, daß ein immer größerer Teil der Armbasis (Textfigur 50) zweireihig blieb. Dabei wurde mit dem Aufhören der Sonderstellung auch der Sondercharakter aufgegeben, aus ökologischen und entwicklungsdynamischen Gründen (s. aber p. 132). Ökologisch wird die Frage nicht müßig sein, wieso eine Rückdifferenzierung naturmöglich sein kann, nachdem die Differenzierung als Anpassung (p. 127) erschienen ist. Jedenfalls muß hier daran erinnert werden, daß besagter »Fortschritt« nur in Beziehung auf den Charakter der Beute als solcher galt, also mit einer Veränderung der Nahrung seine Bedeutung verlieren kann. Mir scheint das Aufgeben der Haken mit einseitiger Spezialisierung auf Krebsnahrung, ihr Überhandnehmen als Anpassung an die Jagd weichhäutiger Tiere (Fische, Mollusken, besonders Klassengenossen) verständlich zu sein.**)

*) Ich stütze mich hier also nicht auf die prinzipielle Feststellung, daß organische Prozesse nicht umkehrbar sind, der Zeitablauf darin also, trotz aller Relativitätstheorien, eindeutig festgelegt erscheint; auch nicht auf DOLLOs Gesetz, das ich überhaupt nicht für richtig halte. Eine Rückkehr zu phylogenetisch älteren Zuständen ist durchaus denkbar und kann, soweit solches überhaupt möglich ist, nachgewiesen werden (vergl. Schlußabschnitt 2). Vielmehr gründe ich meine Auffassung auf spezielle sachliche Erwägungen und die allgemein festgelegten methodischen Prinzipien.

**) Vergl. später den ökolog. Teil. Ich habe immer auf die Untersuchung des Mageninhaltes verschiedener Typen Wert gelegt und bin dadurch auf diese Anschauung gekommen. Es sind auch hier spezielle sachliche Erwägungen und die allgemein festgelegten methodischen Prinzipien, welche meine Auffassung begründen.

Zur besseren Beurteilung dieser allgemeinen Betrachtungen ist aber eine genauere Kenntnis der Hakenentwicklung selbst nötig, die das Folgende erläutern soll.

Ein Blick auf Taf. 12 wird lehren, wie sehr auch bei echten Näpfen der Krallencharakter schon hervortreten kann, gerade bei solchen Formen (Loligo, Illex), die wirkliche Haken nicht (nicht mehr?) ausbilden, was ja aus ökologischen Gründen zu erwarten ist. Denn bei Formen mit eigentlichen Krallen (Haken) kommt an den nebenstehenden normalen Näpfen die Krallenwirkung gewiß weniger in Betracht als bei solchen, die nur Näpfe haben.



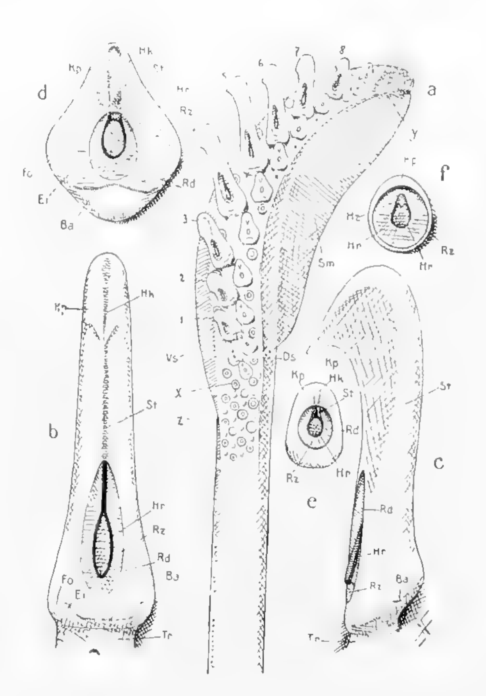
Kopf und Armapparat von Metadecapus. Ventralansicht. I—IV Arme der linken Seite; 1 Schwimmsaum der Tentakelkeule; 2 ventraler Schutzsaum derselben; 3 Schwimmsaum des 3. Armes; 4 Haken desselben Armes (medio-ventrale Reihe); 5 Saugnapf desselben (latero-ventrale Reihe); 6 ventraler Schutzsaum desselben; 7 ventrale Außenkante desselben; 8 Tentakelstiel (bis zum × reichend); 9 Lateralsaum des Ventralarmes; 10 Ursprungslinie desselben; 11 Mund; 12 versenkte Basis des Tentakelstiels; 13 Augenlidsinus; 14 Augenbulbus; 15 Linse; 16 Riechpapille; 17 Trichtertasche; 18 Ventralecke des Mantelrandes.

Textfigur 51.

Vielfach tritt auch schon bei den echten Näpfen der in der Mitte des distalen Randes stehende Zahn (»Hauptzahn«) des Hornrings besonders hervor, und man braucht sich dieses Verhalten nur stärker accentuiert zu denken, um ein Organ zu erhalten, wie das Taf. 12, Fig. 9 dargestellte, also ein Mittelding zwischen Saugnapf und Haken. Ein derartiges Gebilde könnte durchaus noch als Saugnapf wirken; man sieht nämlich, daß sich der Randring in der Gegend des Hakens stärker erhebt, sozusagen im Bestreben, sich darüber wegzuziehen. Damit ist aber das erste Haften (p. 121) ermöglicht, und bei Zerrung verstärkt es sich automatisch (Textfig. 46), wobei der Zahn in den erfaßten Körper eingepreßt und bei einem geringen Abgleiten in der Richtung des Zuges tief eingeschlagen werden muß. (Ein weichhäutiges Opfer vorausgesetzt.)

Ohne Zweifel haben derartige Mittelformen zwischen Napf und Haken den Übergang in der Phylogenese von Metadecapus ermöglicht, aber sie fanden sich bei dieser Form wohl auch noch neben Haken und Näpfen vor. Natürlich habe ich bei recenten Arten nach dergleichen Zuständen gesucht und vermute, daß sie auch Gonatus (s. d.), von dem mir seinerzeit leider nur ein kleines und schlechtes

Stück vorlag, hat. Bei den übrigen recenten Gattungen kommen sie nur an Übergangszonen zwischen den Näpfen und Haken in einer Längsreihe vor und sind dann stets rudimentär (Entwicklungshemmungen). Wahrscheinlich tritt normal stets eine vorbestimmte und völlige Spezialisierung ein. Immerhin findet man an besagten Stellen Gebilde, die, soweit sie deutlich sind, sich unserem Schema anschließen (Textfig. 52). So fand ich z. B. auf einer jungen Ancistrotheutis deren mehrere. Textfig. 52 e stellt eine Art primitiven Hakens dar. Er sieht aus, als ob sich der Mittelzahn eines Saugnapfes verlängerte und angebogen würde, und als ob in die Verlängerung, den »Hakenstiel«, auch Teile des Hornrings selbst eingegangen wären, wie es für solche Organe typisch ist. Ferner hat sich der Randring



Rechte Tentakelkeule einer jugendlichen Ancistroteuthis (s. d.), 6/1 nat. Größe. Man beachte hier nur den Bau der großen und kleinen Haken der Hauptfig. a), die bei b), c) und d) isoliert dargestellt sind. Die × × × bezeichnen verlorene Näpfchen; e) ist ein napfartiger rudimentärer Haken; f) ein hakenartiger Napf, in der Hauptfigur mit x bezeichnet; Kp Kapuze; Hk Haken; St Stiel desselben; Hr Hornring des ursprüngl. Napfes; Rz Haftring desselben; Rd Randring; Ba Basalteil des abgeänderten Hornringes; Ei typische Einbuchtung; Fo Fortsatz daran; Tr Napf- bzw. Hakenträger; y distaler Hakennapf (ähnl. wie f); Sm Schwimmsaum; Ds dorsaler, Vs ventraler Schutzsaum; z Karpalknöpfchen

Textfigur 52.

wie eine Schutzhaut beutelförmig über dem Haken und Haftring zusammengezogen; auch dies ist für alle eigentlichen Haken charakteristisch. Aus der verengten Öffnung des Randringes oder »Hakenbeutels« kann (vergl. Pyroteuthis) die Hakenspitze herausragen, oder der Beutel zieht sich auch darüber weg, so daß er bei der Funktion, falls er sich nicht rasch zurückzieht, durchstochen werden muß (Textfig. 52 b u. c). Das letztere Verhalten ist gewöhnlich bei den großen, stark verlängerten Haken der Tentakelkeule, das erstere mehr bei den kürzeren der Arme.

Mit dem Übergang zum Haken geht der Charakter der Saugkammer verloren, und der diese stützende Hornring erhält eine neue Bedeutung, nämlich die der Verankerung des Hakens im Körper des Napfes. Dabei bleibt ein Rest der Kammer gewöhnlich erhalten, und ihre Öffnung ist meist noch leicht zu erkennen. Auch die Befestigung der Haken auf den Armen wird in verschiedener Weise abgeändert. Die Träger von Haken sind stets sehr niedrig, wenn auch meist deutlich, die Stiele fester als bei den gewöhnlichen Näpfen. Die Keulen tragen übrigens zweierlei Haken, die ich als große und kleine unterscheiden will, obwohl die größten der zweiten Kategorie mindestens ebenso groß wie

die kleinsten der ersten sein können. Die großen sitzen breit auf sehr kräftigen kurzen Trägern, so daß man keinen besonderen Stiel mehr erkennen kann, und zeichnen sich durch einen langen »Hakenstiel« aus (Textfig. 52 e). Die »kleinen« oder »Drehhaken« sitzen auf kurzen, dünnen Stielen, aber nicht frei auf Trägern, sondern mit ihrer gerundeten Hinterfläche in einer Gelenkgrube, wo sie sich drehen können. Sie sind daher sehr verschieden gestellt, häufig opponiert, während die großen Haken sich stets nach vorn und auswärts richten. Auf den gewöhnlichen Fangarmen finden sich mehr indifferente, vermittelnde Hakentypen.*)

Wenn im Lauf der systematisch zu verfolgenden Metamorphose an Stelle der Haken wieder Saugnäpfe treten, so ist das keinesfalls so aufzufassen, als ob die Umbildung, die wir oben analysiert haben, rückgängig gemacht würde. Denn es ist klar, daß die Näpfe (Taf. 12) wohl Haken liefern können, aber nicht umgekehrt: letztere sind ja hochspezialisierte Organe, deren allmähliche Wieder-Anähnlichung an Saugnäpfe ihre Leistung schrittweise verringern müßte, was nach unseren Grundsätzen (p. 10) nicht angenommen werden darf. Alle Umgestaltungen, die wir in unserer Betrachtung gelten lassen können, müssen naturmöglich, lebensfähig, »zweckmäßig« sein. Damit nun typische Haken auch nur im geringsten saugen könnten, was für das Tier noch immer keinen Nutzen brächte, müßten sie als solche unvollkommener werden. Diese Gebilde haben sich ja weit von dem sozusagen neutralen Zustand (Fig. 9, Tafel 12) entfernt, wo beiderlei Funktion sich die Wage hielt. Ebenso gut könnte die Schwimmblase eines Physoclisten wieder zur Lunge werden (vergl. p. 129). Wohl aber ist ein Rückersatz von Haken durch typische Saugnäpfe denkbar. Bei den verschiedensten hakentragenden Formen (Onychoteuthiden, Enoploteuthiden u. a.) können nämlich an der Stelle der Haken individuell (wieder) Näpfe stehen; überhaupt ist die Zahl der umzubildenden Anlagen bei einer Art nicht fixiert. Unter Umständen scheinen die morphogenetischen Potenzen, welche die Umbildung bewirken, auf die benachbarten Gebilde überzugreifen, oder umgekehrt. Die Zone der Haken wird dann von ihrem Rande her, wo normale Näpfe stehen (p. 128), an- oder abgebaut, ohne daß dabei im zweiten Fall rücklaufend die ganze Übergangsreihe zur Anschauung käme. Denn die Umwandlung von Näpfen in Haken ist ja allgemein, so auch bei Metadecapus, nicht vollständig auf den ganzen Längsreihen der Arme durchgeführt, indem proximal und distal von den Haken in der Regel normale Näpfe stehen. Man vergl. darüber die Typen der Oegopsiden und ihre Entwicklung.

*) Schon hier darf nicht verschwiegen werden, daß die Haken fossiler Formen unter sich und von denen recenter Arten vielfach abweichende Ausprägungen zeigen. Besonders muß die Befestigung des Hakengrundes im Rudiment des eigentlichen Saugnapfes recht verschieden gewesen sein. Vor allem sind mir zwei Typen besser bekannt, nämlich der bei Belemniten gebräuchliche, in den Schiefern des Lias häufig erhaltene („Acanthoteuthis conocauda") und der von „Acanthoteuthis speciosa" aus den lithographischen Schiefern des oberen Jura. Auch die recenten Teuthoidea bilden abweichende Krallenformen aus, die z. T. im speziellen Teil dargestellt werden. Doch möchte ich auf diesen Punkt später in dem p. 58 angezeigten Buche zurückkommen.

Von den in Museen zahlreichen einzelnen, z. T. sehr großen, als „Onychites" beschriebenen und bestimmten Haken haben viele mit Cephalopoden sicher nichts zu tun. Sie weichen nicht nur in der Form völlig ab (vergl. BROILI-ZITTEL), sondern können in der Art, wie dies bei Cephalopoden bekannt ist, gar nicht eingesetzt und verwendet werden.

Der hiermit festgestellte Typus Metadecapus, eine Metamorphose von Protodecapus, ist maßgebend für die Ableitung und morphologische Beurteilung der Belemnoidea und Teuthoidea. Er erlaubt, diese in vielen problematischen Teilen zu verstehen, und wirft ein helles Licht namentlich auf die fossilen Formen und ihr Verhältnis zu den lebenden. Es muß ja z. B. im höchsten Maße auffallen, daß alle fossilen Decapoden, die genauer daraufhin bekannt sind, nicht Näpfe, sondern Haken*) tragen, die doch als eine Umbildung der ersteren erscheinen. Umgekehrt sind die recenten Arten vorwiegend mit Näpfen an Stelle der Haken versehen. Das wird aus obigem verständlich, während es an sich das Gegenteil des zu erwartenden Verhaltens darstellt. Dazu kommt ein anderes Problem: die Belemniten, die nach allgemeiner Ansicht den Vorfahren aller Decapoden nahe stehen, sollen nur sechs Arme besitzen (vergl. ABEL 1916), ein Zustand, der bei jungen Oegopsiden (s. d.) wiederzukehren scheint. Dann wäre die Armzahl der Decapoden sekundär vermehrt worden, wieder ein sehr unwahrscheinlicher Vorgang.**) Für uns liegt die Sache so: wenn bei Belemniten gewöhnlich nur sechs Doppelreihen von Haken an Stelle der Arme gefunden werden, so führt das höchstens zu der Annahme, daß die übrigen vier Arme Näpfe beibehielten, nicht aber zu der ABEL'schen Ansicht (vergl. auch CRICK 1910, STROMER 1912), daß nur sechs Arme vorhanden gewesen seien. Denn der Nachweis (s. unten), daß die Belemniten ihrem systematischen Charakter nach (abgesehen von einer denkbaren Verminderung der Armzahl) typische Decapoden sind, ist viel wichtiger, als daß an höchst mangelhaft erhaltenen Petrefakten sechs oder mehr Arme deutlich werden. Er erlaubt eine bestimmte Anschauung von ihrem Bau: bis zum strikten Nachweis des Gegenteils ist das für Metadecapoda typische anzunehmen. ABELs Rekonstruktionen beruhen auf der völligen Nichtbeachtung systematisch-morphologischer Voraussetzungen. Eine spezielle Kritik daran soll hier nicht geübt, sondern auf die eignen Versuche an der p. 58 angezeigten Stelle hingewiesen werden. Unsere Vorstellungen sind in den Textfig. p. 128 u. 130 niedergelegt. — In der Ausbildung von Haken auf den Armen dürften sich viele Belemniten wie Gonatus Fabricii (s. d.) verhalten, und die Ventralarme in der Regel nur Näpfe getragen haben. Die Tentakel sind unbekannt. Überhaupt haben wir von den Belemniten im besonderen und den Belemnoidea im allgemeinen leider noch immer sehr wenig befriedigende Kenntnisse. Trotz des ungeheuren Materials und einer ausgedehnten Literatur, sowie zahlreicher mehr oder weniger phantasievoller Rekonstruktionen ist keine einzige vollständige Belemnitenschale bekannt geworden, wonach eine methodische Wiederherstellung des Tieres überhaupt denkbar gewesen wäre. (Dazu müßte vor allem der freie Rand der Conothek und des Proostracums erhalten sein!) Auch die Abdrücke und Versteinerungen der Kopfteile und Arme sind durchweg ganz unzureichend, und alles Bekannte kann

---

*) Dieser Umstand bestimmt gerade ihren Charakter als echte Decapoden. Denn Octopodennäpfe könnten ja durchaus keine Haken liefern (Textfig. 29, p. 98). Die Armzahl spielt dabei keine Rolle. Es gibt ja auch Decapoden mit 8 Armen (Octopodoteuthis, Leachia u. a.). Natürlich kommen aber in der Schalenbildung weitere systematische Merkmale (p. 110) der Decapodenordnung bei fossilen Formen in Betracht. (Vergl. später meine „Fossilen Cephalopoden".)

**) Bei Acanthoteuthis speciosa wäre die Zahl der hakentragenden Arme bereits auf mindestens acht vermehrt worden; Belemnoteuthis antiqua trägt deren sicher zehn. Ältester Typus!

nur Wegleitung oder Material sein für die planmäßige Erschließung des Typischen auf systematisch-morphologischer Basis, wie wir sie durchzuführen bestrebt waren. Damit ergeben sich dann allgemeine Richtlinien für die Deutung einzelner Fossilien von selbst.

Hier sei nur noch auf einen Punkt verwiesen! Die massenhafte Erhaltung der Belemnitenrostren bedingte es, daß ihnen von jeher besonderes Interesse gewidmet wurde. Die Kenntnisse wurden dann wieder, vielfach voreilig, zur Deutung der Schalen recenter und fossiler Verwandter verwendet. Eine genaue Darstellung der Morphologie des Belemnitenrostrums kann hier nicht Platz finden; doch sei in Kürze folgendes festgestellt. Die Scheidenenden typischer Belemniten sind nach Bau und Wachstum recht differenzierte Gebilde, die nicht direkt in Beziehung zu setzen sind mit denen recenter Teuthoidea oder Sepioidea, ebenso wenig mit denen von Spirulirostra, Beloptera und verwandten Sepia-artigen Formen. Sie bestehen vor allem aus zweierlei Elementen, die durch die Art des Zuwachses verschieden sind, nämlich aus dem quer geschichteten »Axenteil«, der durch Endwachstum des nadelfeinen Jugendrostrums entsteht (ein »Embryonalrostrum« gibt es überhaupt nicht), und dem konzentrisch darum gelagerten, geschichteten und radialfasrigen »Rindenteil«, der in die Conusscheide ohne Grenze übergeht. Diese Differenzierung fehlt vielen älteren und jüngeren Belemnoidea (Belemnoteuthis, Phragmoteuthis, Diploconus), die z. T. auch in anderen Elementen ihres Baues den Teuthoidea und Sepioidea näher stehen als die echten Belemniten.

IV. KAPITEL

DIE UNTERORDNUNG DER TEUTHOIDEA*)

NAEF 1916

Inhalt: a) Diagnose. — b) Der typische Bau des erwachsenen Tieres. — c) Die typische postembryonale Entwicklung. — d) Die Abwandlung des Teuthoidentypus.

a. DIAGNOSE

Decapoden (p. 109), bei denen der Phragmoconus rudimentär geworden und oft nur noch in den Jugendstadien als ungekammerter löffel- bis kegelförmiger Rest (»Conus«) am Hinterende des »Gladius«, d. h. des bei lebenden Formen unverkalkten, aber sonst wohlerhaltenen Proostracums nachzuweisen ist — bei denen der Trichterausschnitt des ventralen Mantelrandes seitlich von deutlichen, meist scharf vorspringenden Ecken begrenzt ist — bei denen die Kiemenachse zwischen zu- und abführendem Gefäß einen weiten Längskanal aufweist, der zwischen den Kiemenblättchen hindurch mit der Mantelhöhle in Verbindung steht — bei denen die Radulazähne der Mittelreihe stets drei-, die der angrenzenden Seitenreihen zweispitzig sind, indem lateral von der Hauptspitze eine Nebenspitze liegt — die stets eine nektonische Lebensweise führen (»Dauerschwimmer«).

b. DER TYPISCHE BAU DES ERWACHSENEN TIERES

Die ideale oder hypothetische Urform der lebenden und fossilen Teuthoidea soll Prototeuthis heißen. Ihr allgemeiner Habitus ist Kalmar-artig zu denken und ihr wesentlicher Charakter, der sie von den Belemnoidea und der Idealform Metadecapus (p. 127) unterscheidet, ist die Verkümmerung des Phragmoconus, der sich nur noch als Rudiment darstellt, das übrigens seine typische Stelle einnimmt und Conus heißt (Textfig. 55). Es hat die Form eines ungekammerten**) (bei recenten Arten auch

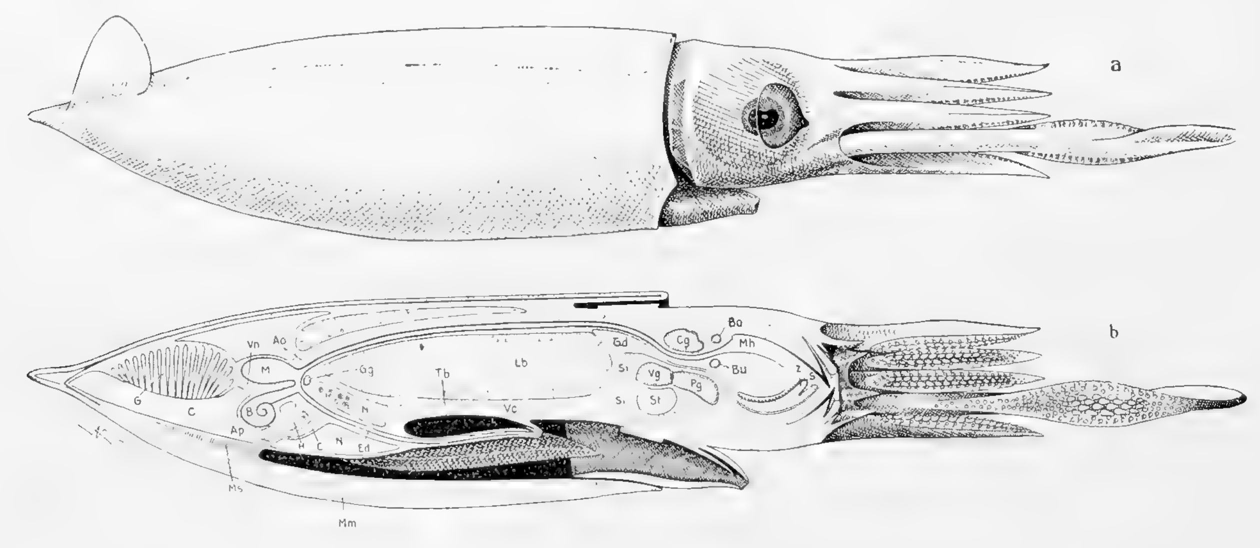
*) D. h. Kalmar-artige. Die Gruppe ist von mir aufgestellt, aber bisher nur durch die eingeschlossenen Arten (1916) oder im mündlichen Vortrag (1917) charakterisiert worden.

**) Nach HOYLE (1886) ist zwar bei Gonatus Fabricii (s. d.) im Conus noch eine phragmoconartige Ausfüllung zu finden und eine solche scheint auch fossilen Teuthoidea zugekommen zu sein. Bei anderen recenten Formen fand ich wenigstens Schalensubstanz in den Conus eingelagert. Doch sind diese Reste bisher nicht ausreichend untersucht, um eine bestimmte Deutung zuzulassen.

Für das Verständnis der Rückbildung des Phragmoconus bei den Teuthoiden, die umso mehr überrascht, als es sich um den altertümlichsten und dabei höchstorganisierten Schalenteil handelt, ist es wichtig, daß schon unter den Belemnoidea solche Rückbildung sich einleitet, nämlich bei alten (triasischen) Aulacoceratiden, z. B. Calliconites Gemm., bei dem der Phragmocon wesentlich aus der Wohnkammer besteht, welcher nur wenige Luftkammern vorausgehen.

unverkalkten) dütenförmigen Anhanges am hinteren Ende des Proostracums, das damit zum Hauptteil des Schulps wird. Der Anhang wird als Conus, der so veränderte Schulp als Gladius bezeichnet (Textfig. 54).

Auf der Außenseite des Conus finden sich (bei lebenden Arten) geschichtete knorpelähnliche Auflagerungen als Reste der Scheide, die sich auch in ein rudimentäres Rostrum fortsetzen. Dies könnte zur Vermutung führen, die Teuthoidea seien von echten Belemniten, d. h. Aulacoceratiden, abzuleiten, was man dadurch wahrscheinlicher machen könnte, daß man die Belemniten (vergl. ABEL 1916)



Textfigur 55.

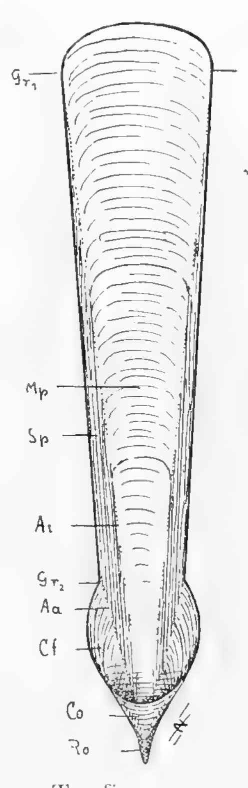
Seitenansicht und Mittelschicht von Prototeuthis. Man vergleiche die Beziehungen zwischen Schale, Muskelmantel und Flossen mit denen der Figuren p. 25 und 57, beachte die Form des Mantelrandes, der „Halsfalten“, das Verhalten des Armapparates — ferner die Lage der Weichteile, speziell des Septum pall. med. und der Mantelhöhle, zum Conus. Die Erklärung der Zeichen siehe bei Textfigur 37 (p. 110). Einige typische Bluträume sind hier ergänzend eingetragen: Vn Vena genitalis, Si Venensinus. Nach meinen heutigen Erfahrungen müßte der Conus beinahe doppelt so lang eingezeichnet, d. h. sein freier Rand entsprechend nach vorn verschoben werden, so daß die Flosse auf seiner Außenseite Platz und Halt findet (vergl. Textfig. 66!).

nur sechs Arme besitzen läßt, ebenso wie dis typischen Jugendstadien der Oegopsiden (s. d.), d. h. der meisten bekannten Teuthoiden (siehe die Bemerkung auf p. 155). Doch muß man berücksichtigen, daß zwischen einem Rostrum überhaupt und einem richtigen Belemnitenstachel ein großer Unterschied sein kann. In der Form, wie es sich bei den Teuthoiden (Gonatiden, Onychoteuthiden, Alloteuthis, s. d.) ausprägt, ist dies gewiß der Fall. Es stellt nämlich einen dem Conus vorwiegend dorsal aufgesetzten, seitlich stark zusammengedrückten Fortsatz dar, der spitz zuläuft und fasrig ist. Dies äußert sich in der Profilansicht in eigentümlich fächerförmig angeordneten, von der Conusspitze ausstrahlenden Linien (man vergl. die Textfigur im Kap. 6).*)

*) Ähnliches wird bei Belemnoiden nur ausnahmsweise beobachtet, freilich bei Formen, die als engere Verwandte der Teuthoidea nach dem Obigen in Frage kommen könnten. (Vergl. Aulacoceras bei ABEL 1916, p. 131, Fig. 54.)

Das Proostracum ist typisch in Mittel- und Seitenplatten (p. 113) gesondert, freilich bei manchen Teuthoiden undeutlich. Ebenso kann die Trennung zwischen Seitenplatten und Conus noch mehr als bei den Belemnoidea (Textfig. p. 112) verwischt werden, was wir aber für die Urform nicht annehmen wollen, um die morphologische Übersicht nicht zu gefährden. Im Prinzip haben wir jedenfalls bei der Analyse eines Teuthoidenschulps stets Mittelplatte, Seitenplatte, Conus, Scheide und Rostrum zu unterscheiden, soweit einzelne dieser Teile nicht verkümmert sind.

Zwischen Mittelplatte und Seitenplatte nehmen wir innere, zwischen Seitenplatte und Conus äußere Asymptotenlinien an, welche die Zonen verschiedenartigen Zuwachses voneinander scheiden (Textfig. 54, vergl. p. 104).



Schulp von Prototeuthis, nach neueren Untersuchungen an fossilen und recenten Teuthoidenschulpen entworfen. Man denke sich die Textfig. 58 p. 141 im gleichen Sinne abgeändert. Es sind zu unterscheiden: 1) das Proostracum aus Mittel- (Mp) und Seitenplatten (Sp), 2) der Conus aus Ventralwand (Co), Conusfahne (Cf) und Rostrum (Ro). Gr_1 Grenze zwischen dem Zuwachsrand von Mittelplatte und Seitenplatte am Ende der innern Asymptote (Ai); Gr_2 Grenze zwischen dem Zuwachsrand von Seitenplatte und Conusfahne am Ende der äußern Asymptote (Aa). Der dargestellte Schulp zeigt, etwas vereinfacht, die Verhältnisse von Geoteuthis sagittata (MUNSTER, Beitr. 6, Tafel 7, Fig. 2) bzw. von Loliginites sagittatus (QUENSTEDT, Cephalopoden, Tafel 35 und 36).

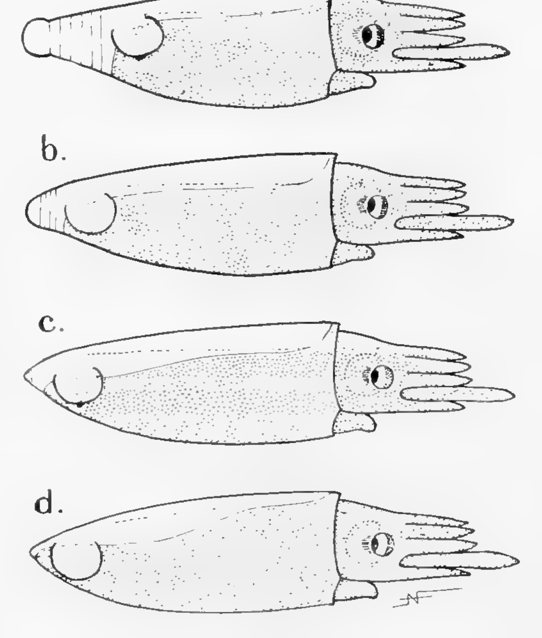
Textfigur 54.

Die seitlichen und dorsalen Teile der Conothek, d. h. der den Conus bildenden Lamelle, reichen etwas nach vorn und bilden so eine löffelartige Verbreiteruug des Schulpendes, der für die Abwandlung des Gladius besondere Bedeutung zukommt (p. 142). Diese Teile, die übrigens in keiner Weise von dem Rest des Conus abweichen und in dessen Ventralwand ohne Grenze übergehen, bezeichnen wir als Conusfahne nach dem Vorgang von PFEFFER (1911) bei Oegopsiden.

Wie aus der Textfig. 55 klar wird, bedingt die Rückbildung des Phragmocons eine Zunahme des Muskelmantels. Ebenso ist sie an die Reduktion der schweren Scheide und des Rostrums geknüpft, deren Funktion ja, zum Teil wenigstens, in einer Kompensation des durch die Luftkammern verursachten Auftriebes am Hinterende besteht (p. 110). Man kann diese Umbildung ökologisch als eine Art von Befreiung von einem umständlichen und schwerfälligen hydrostatischen Apparat auffassen,

welche das Tier auf seine aktiven Organe, nämlich die Tätigkeit der Muskulatur, anweist, statt auf passive Schwimm- und Schutzeinrichtungen. Dieser zweifellose Fortschritt macht die Verdrängung des älteren Belemnoiden- durch den moderneren Teuthoidentypus begreiflich; letzterer hat ja in den heutigen Meeren ohne Zweifel eine bevorzugte Stellung unter den Wirbellosen erobert.

Prototeuthis wäre demnach, wie die von ihm abzuleitenden recenten Kalmare, ein sehr aktives dauerschwimmendes Tier, das ruhelos seinen Lebensraum zu durchwandern vermag. (Die modernen Teuthoidea stimmen darin überein, daß sie sich nie auf dem Grunde niederlassen; benthonische Formen sind unter ihnen nicht bekannt.) Doch ist auch eine andere Auffassung zulässig. Die ältesten be-



Schemata zur Herleitung der Teuthoidea. Dargestellt sind 4 jugendliche Decapoden: a) Protodecapus, b) ein Übergangsstadium, c) Prototeuthis, d) Metateuthis (s. unten). Man beachte besonders die Verhältnisse, die sich aus der Verkümmerung des Phragmoconus ergeben: Vordringen des Muskelmantels und der Eingeweide gegen das Hinterende! Das Rostrum fehlt diesen Stadien noch, auch wenn sie es später ausbilden (s. p. 108).

Textfigur 55.

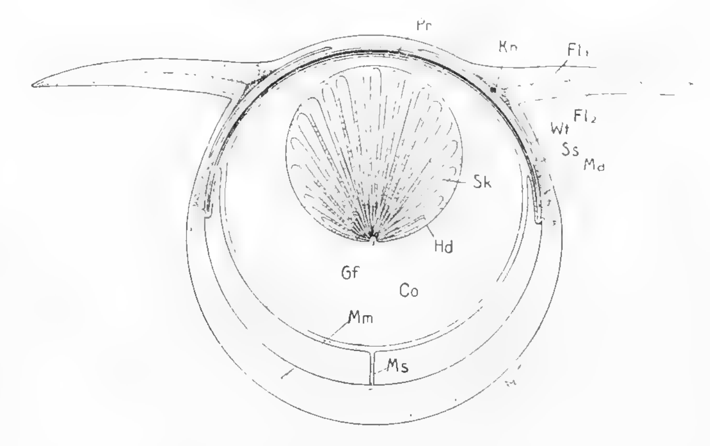
kannten Teuthoiden des Liasflachmeeres waren z. T. plump, besaßen schwere Schulpe und riesige Tintenbeutel; so Geoteuthis Bollensis und Belemnosepia lata aus dem untern Lias (ε) des schwäbischen Jura (Textfigur 144). Man könnte ihnen daher eine Sepia-ähnliche Lebensweise zuschreiben und die ökologische Bedeutung der Verkümmerung von Phragmocon und Rostrum (p. 110) im Verzicht auf hydrostatische Einrichtungen, die doch speziell für eine nektonische Lebensweise bestimmt zu sein scheinen, sehen.

Eine allgemeine Orientierung über die Phylogenese der Teuthoidea (bzw. der Herleitung aus dem typischen Decapodenbau) gibt Textfigur 55, welche die wesentlichen Abänderungen veranschaulicht, die sich dabei an idealen Jugendstadien ergeben. Die Figur deutet, im Gegensatz zu der vorstehenden Darstellung, die Bildung einer Art von »Fahne« (vergl. p. 146) schon am Gladius von Prototeuthis an. Es ist zu beachten, daß sie einfach einer Formveränderung und stärkeren Entwicklung der »Seitenplatten« ihr Dasein verdankt und diesen homolog zu setzen ist.

Die Flossen sind infolge der Reduktion des Phragmoconus stark dem Hinterende genähert; auch bedingt die relative Schmalheit des Proostracums am Übergang in den Conus eine Annäherung

beider Flossen an die dorsale Mittellinie, ohne daß dieselben sich etwa median vereinigten. Sie sind übrigens noch sehr klein im Verhältnis zu den recenten, im Umriß aber wie bei diesen gestaltet, nämlich abgerundet dreieckig, mit einer herzförmigen Kerbe am vorderen Ansatz, durch die ein »Ohrläppchen« abgesetzt wird (Textfig. p. 136). Die gelenkige Verbindung mit dem Körper bzw. dem Conusteil des Schulps ist ebenso wie bei Protodecapus gebaut (p. 114), jedoch ist die Gelenktasche völlig vom Schalensack abgeschnürt (Textfig. 56).

Ein für alle Teuthoidea geltendes Merkmal liefert die Form des Mantelrandes: er weist zu beiden Seiten des Trichterausschnittes scharfe Ecken auf, die deutlich vorspringen, nicht gerundete, wie bei den meisten Sepioidea.

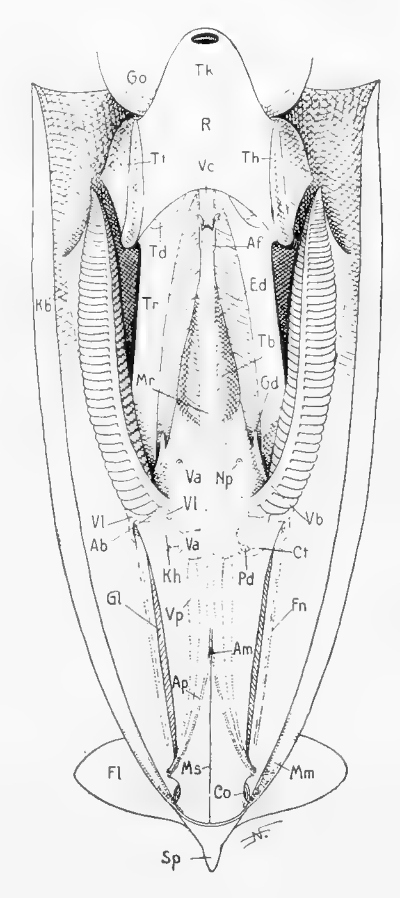


Textfigur 56.

Querschnitt durch die Flossengegend von Prototeuthis. Man vergleiche Textfig. 26 (p. 95) und 41 (p. 114). Die Flossengrundtasche ist völlig vom Schalensack abgeschnürt, und der Muskelmantel will seinen Ansatz auf die Außenseite des Proostracums, nämlich dessen Seitenplatte, verschieben (s. Kap. 5). Dadurch stößt der Schalenrand gegen die Mantelhöhle vor, eine Kante erzeugend. Pr Proostracum; Kn Flossenknorpel; Fl_1 Flossenmuskulatur, obere Schicht, Fl_2 untere Schicht; Wt Flossengrundtasche; Ss Schalensack; Ma Muskelmantelansatz; Sk Samenkanälchen; Hd Hode; Gf Mündungsrinne desselben; Cö Cölom; Ms Mantelseptum; Mm Muskelmantel.

Im Armapparat zeigt Prototeuthis die äußeren Charaktere, die sie von Metadecapus (p. 127) übernommen hat, also, wenigstens in der Jugend, auf den Armen 4, auf den Keulen 8 Reihen von Näpfen, die beim Wachstum auf den 2 Mittelreihen der Arme, sowie z. T. auf den 4 Mittelreihen des Randteiles der Keule zu Hakennäpfen und echten Haken werden (p. 133). Wie bei Protodecapus und Metadecapus (p. 130, Textfig. 51), sind Schwimm- und Schutzsäume entwickelt. Eine Weiterbildung zeigt sich an den Tentakeltaschen: sie dringen bei den Teuthoidea rückwärts zwischen die muskulösen Kopforgane ein und trennen sie voneinander; doch mag diese Veränderung bei Prototeuthis erst angedeutet sein. In den Taschen können die basalen Teile des Tentakels soweit geborgen werden, wie ihre maximale Verkürzung gestattet; von einer Aufnahme größerer Abschnitte, wie bei den Sepien (s. d.), ist noch keine Rede. Die Tentakel werden auch hier in der Ruhe gerade vorgestreckt getragen. Von ihrer Funktion gilt ebenfalls das bei Protodecapus Gesagte (p. 119).

Während so der Armapparat nur wenig zur Charakterisierung von Prototeuthis beiträgt, zeigt die Außenseite des Kopfes einige besondere Merkmale: am sogen. Halse — der Name paßt wenig zum anatomischen Charakter dieser Gegend — finden wir (Textfig. p. 156) jederseits ein System von kantigen Erhebungen (»Halskanten«), nämlich 2 Querkanten, eine vordere und eine hintere, sowie 4 sie verbindende Längskanten, von denen die dritte (von oben gezählt) auf ihrer Oberseite (da, wo sie



Mantelhöhlensitus von Prototeuthis, nach Entfernung des ventralen Teiles des Muskelmantels und leichter Dehnung in normaler Lage. Der Trichterapparat ist noch wie bei Protodecapus, ebenso Trichterretraktoren (Tr), Kiemen (soweit sichtbar), After (Af), Enddarm (Ed), Tintenbeutel (Tb), Nieren- (Np) und Geschlechtspapillen (Gd), die durchscheinenden Venenanhänge (Va) und Kiemenherzen (Kh), der Musc. rectus abdominis (Mr), die Venae pall. lat. (Vl), der Rand des hinteren Abschnittes des Proostracums (Gl), die daneben verlaufenden Flossennerven (Fn). Man beachte aber die Folgen der Rückbildung des Phragmoconus: das Vorrücken des Muskelmantels (Mm) und der Eingeweide gegen das Hinterende, unter Verlängerung der Arteriae (Ap) und Venae (Vp) palliales posteriores, der Flossennerven (Fn), sowie des ganzen hinteren Abdominalkomplexes; ferner die charakteristische Form und Stellung der Flossen (Fl) und die auf die Trichterretraktoren zurückgreifenden Teile des Trichterorgans (Trichterdrüse, Td).

Go Riechorgan; R Trichterrohr; Tt Trichtertasche; Th Trichterhafte; Vc Vena cava; Kb Kiemenband; Vb Kiemenvene; Ab Kiemenarterie; Pd Pericardialdrüse; Ct Cölomtasche für das Kiemenherz; Am Art. pall. med.; Ms Mantelseptum; Co Conus; Sp Rostrum.

Das Tier ist als Männchen gedacht, doch ist die Öffnung der Genitaltasche, aus der der Geschlechtsfortsatz (Gd) herausragt, unterdrückt (siehe hierzu Textfig. 35, p. 105).

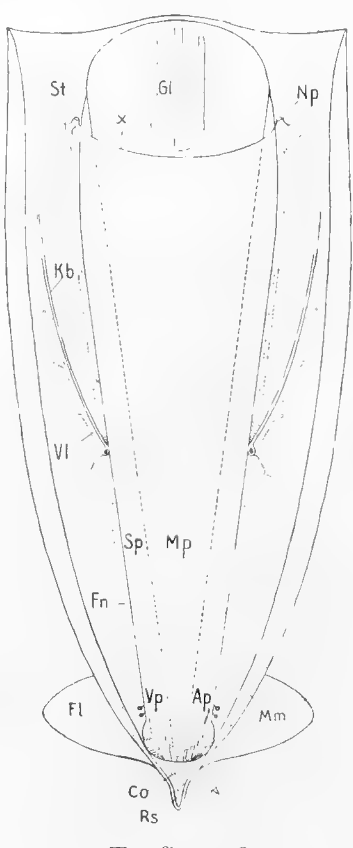
Textfigur 57.

auf die hintere Querkante stößt) das Riechorgan trägt, das damit stärker vom Kopfe absteht. Die vordere Querkante setzt sich dorsal über den Ansatz der Längskanten hinaus fort und endigt ventral in einem kräftig vorragenden »Backenhöcker«. Dieser steht auf dem Winkel, in dem die vordere Querkante des Halses mit der ventralen (4.) Längskante, sowie mit der bogenförmigen »Trichterkante« zusammenstößt; letztere umrandet die »Trichtergrube«, eine Vertiefung der Ventralseite des Kopfes, in die der vorragende Teil des Trichterrohres versenkt ist. Alle diese Erhebungen verdanken ihr Dasein nur der Anordnung des Muskelgewebes in der Unterhaut und können einerseits beinahe völlig verstreichen, andrerseits sich zu sehr deutlichen Kämmen erheben (Tafel 2, Fig. 1).

Das Auge ist wie bei Protodecapus (p. 115) gebildet.

Wie für das gesamte Tier, so gilt auch für die Mantelhöhlenorgane, daß ihre Besonderheiten durch die Umformung der Schale bedingt sind, z. T. derart, daß sie dadurch automatisch hervorgerufen werden müssen. In dem Maße nämlich, wie der Phragmoconus zurückweicht, muß nicht nur der

Muskelmantel, sondern auch der hintere Teil des Abdominalkomplexes nachrücken und sich nach hinten verjüngen, der Verkleinerung des Conus folgend. So erlangt der Mantelsack die allgemeine Gestalt, die wir von Loliginiden und Oegopsiden kennen und für Prototeuthis annehmen (Textfig. p. 136). Dabei werden notwendig die Arteriae und Venae pallii post. stark verlängert, ebenso der Musc. rectus abdominis und die Flossennerven, die den Rand des Proostracums begleiten.



Schalensitus von Prototeuthis, nach Entfernung der Eingeweide. Man vergleiche die Figur mit Textfigur 54 und mache sich die allgemeine Übereinstimmung, aber auch den Gegensatz klar, der sich aus der Rückbildung des Phragmocons ergibt. Gl Kragenhafte (Gleitschlitten); Np Nervus pallialis; St Stellarganglion; x hintere Grenze der dorsalen Mantelhöhle; Kb Ansatz des Kiemenbandes; Vl Vena pall. lat.; Mp Mittelplatte, Sp Seitenplatte des Gladius; Fn Flossennerv; Vp Vena pallial. post., Eintrittsstelle in den Mantel; Ap Art. pall. post.; Fl Flosse; Mm Muskelmantel; Co Conus; Rs Rostrum.

Textfigur 58.

Wenn man die Eingeweide aus der Schale nimmt, die Kiemenbänder und Mantelgefäße am Muskelmantel abschneidet, so erhält man die Textfigur 58, aus der die typischen Schalencharaktere, sowie die Korrelation zwischen Weichkörper und Schale leicht zu verstehen sind.

Von der Ausbildung der Geschlechtsorgane, des Geschlechtsdimorphismus und der Hectocotylisation gilt das von Protodibranchus und Protodecapus Gesagte (p. 104 u. 126). Ebenso von Kiefer und Radula (p. 122), welchen besondere Merkmale nicht zukommen.

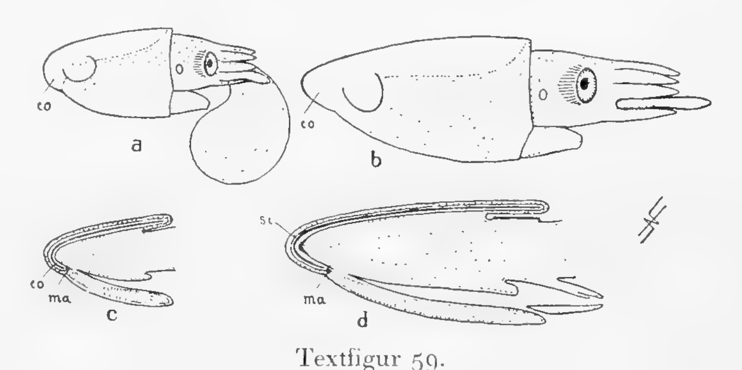
c. DIE TYPISCHE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG

Wie die ganze Organisation, so erscheint auch die Entwicklung der Kalmar-artigen Decapoden wesentlich geprägt durch die Schalen. Im übrigen besteht die weiteste Übereinstimmung mit den Sepioidea in der ganzen embryonalen Entwicklung, wie wir im 2. Bd. erkennen werden (Loligo-Sepia), und auch in postembryonalen Stadien sind zunächst sonst wenig spezifische Züge beider Unterordnungen festzustellen. (Man vergl. Textfig. 59 mit den entsprechenden in Kap. 37.)

Die Rückbildung des Phragmocons in der systematischen Stufenfolge (oder der Phylogenese) drückt sich ontogenetisch darin aus, daß schon früh (Textfig. 59 a) der Conusteil der Schale relativ zurücktritt (vergl. Kap. 5, Textfig. 66) und sich nicht zur Bildung einer aufgetriebenen Embryonalkammer vom Proostracum absetzt.*) Wahrscheinlich (vergl. Loligo, Kap. 6) wird später die Bildung eines Sipho (Textfigur 59 d) noch angedeutet und werden unvollkommen differenzierte Septen noch abgeschieden. Doch sind die Formen, die hierüber Aufschluß geben könnten (primitive jüngste Oegopsiden, besonders Gonatus), mir noch nicht zugänglich gewesen.

Im übrigen gilt das schon von Protodibranchus (p. 107) Mitgeteilte.

Embryo (a, c) und frühes Jugendstadium (b, d) von Prototeuthis. a) und b) Seitenansichten mit durchscheinender Schale. (Man beachte den Ansatz d. Muskelmantels.) c) und d) Medianschnitte.



Es sind die entsprechenden Verhältnisse der Textfigur 56 (p. 107) zum Vergleich heranzuziehen. — co Conus; si Anlage des rudimentären Sipho; ma Ansatz des Muskelmantels.

Textfigur 59.

d. DIE ABWANDLUNG DES TEUTHOIDENTYPUS

Zu den Teuthoidea gehören zunächst einige fossile Gattungen (s. unten), die sich an die ideale Prototeuthis eng anschließen. Mit ihr haben sie vor allem die Gestalt der Mittelplatte des Gladius (p. 137) gemein, die am Vorderende relativ sehr breit ist und mit einer sehr stumpfen, etwas wechselnden Kurve abschließt. Dies bedingt die von den typischen Decapoden (Belemnoidea) übernommene, bei den recenten Teuthoidea aber nie beobachtete laterale Lage der Stellarganglien, sowie eine entsprechende Form des Muskelmantels, die für die Bewegungsart nicht belanglos sein kann. Damit hängen auch zwangsläufig weitere anatomische Verschiedenheiten zusammen (s. unten p. 146).

Diese Formen hatten einen mäßig gewölbten Gladius, der kräftig verkalkt war und eines scharf heraustretenden, unten rinnenförmigen Mediankiels ermangelte. Ich bezeichne sie, ihrer engeren Beziehungen zu den Belemnoidea wegen, die sich, soweit kontrollierbar, auch durch den größeren, dütenförmigen, spitzen Conus äußerten, als

Prototeuthoidea (nov.)

(= Loliginites tenuicarinati Quenstedt).

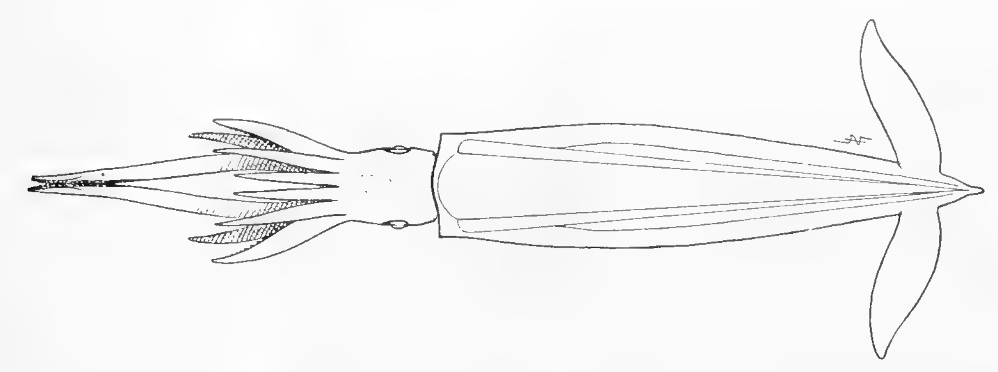
Diagnose: Fossile Teuthoidea (Lias bis Kreide), bei denen die scharf durch Asymptoten abge-

*) Da wir ihre Bildung bei Spirula nicht genauer kennen, wäre die Vermutung möglich, die blasige Auftreibung der erst weichen Embryonalkammer erfolge erst nach ihrem Verschluß, wenn sie (vergl. die Bemerkungen auf p. 88) mit Gas gefüllt wird. Die Verkalkung könnte ja nachträglich von außen her erfolgen. Vergl. aber p. 88 Orthoceras!

setzte Mittelplatte des mehr oder weniger*) stark verkalkten Gladius vorn sehr stumpf abschließt, daselbst wohl mindestens die halbe Breite des Mantelsackes einnimmt und eines auf der Unterseite rinnenförmigen kräftigen Mediankieles (Textfig. p. 146) entbehrt, an dessen Stelle höchstens solide Verstärkungsleisten vorkommen, die gegen vorn nicht zu-, sondern abnehmen oder verschwinden.

Zu den Prototeuthoidea rechne ich, unter Vorbehalt der definitiven systematischen Bearbeitung aller fossilen Schulpe, außer zweifelhaften Formen drei Familien:

1. Leptoteuthidae (p. 47). Hierher fossile Schulpe wie in Textfiguren 54 u. 60, besonders die Gattungen Leptoteuthis Wagner und Plesioteuthis Rüppell mit dreiteiliger Mittelplatte und löffelartiger Conusfahne, sowie dütenförmigem Conus.



Textfigur 60.

Von mir rekonstruierter Prototeuthoide nach der von CRICK (1915) mitgeteilten Photographie einer Platte aus den lith. Schiefern von Eichstätt, 1/4 nat. Größe. Man beachte die breite, dreiteilige Mittelplatte und die schwachen Seitenplatten des Gladius, das deutlich abgedrückte Rostrum, die sehr breiten, kurzen, subterminalen Flossen und vergleiche die ähnliche Figur bei ZITTEL-BROILI (1915), p. 583. Die Conusfahne ist nicht sichtbar. (Vergl. Figur 54 p. 137.) Das hier abgebildete Tier wird von Crick als Plesioteuthis prisca Rüpp. bezeichnet. Diese Art, von der ich mindestens 30 Stück verglichen habe, ist aber viel schlanker, besonders ist die Mittelplatte des Gladius bei ihr nur etwa halb so breit (Winkelmaß). Die Flossen sind kleiner. Die allgemeine Bildung des Schulps ist die der Gattung Leptoteuthis H. v. M. Bei den bekannten Arten derselben ist aber die Mittelplatte wieder wesentlich breiter (L. gigas A. Wagner, L. alatus Fraas, mit gigas wohl identisch). Das besonders wohl erhaltene Fossil stellt eine an die verwandte Plesioteuthis erinnernde neue Art von Leptoteuthis dar (sagittata mihi); für sie ist die Schlankheit der Mittelplatte und die geringe Breite der Seitenplatten charakteristisch (vergl. meine Fossilen Cephalopoden).

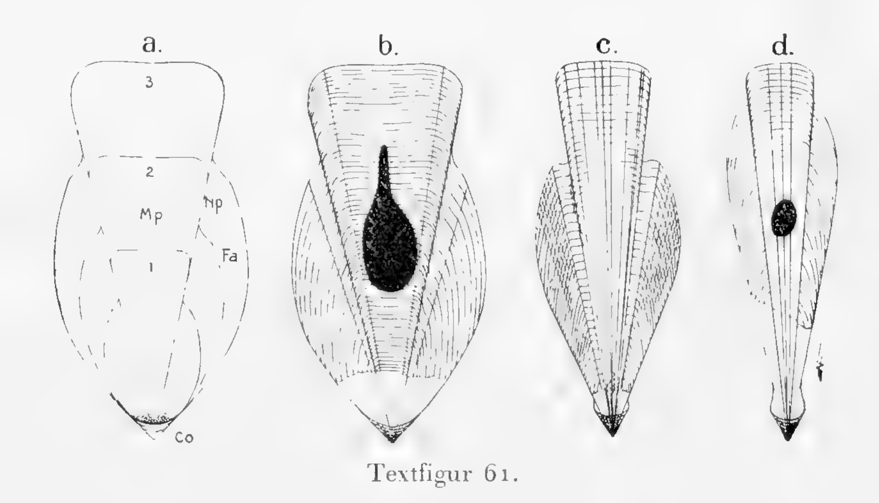
2. Belemnosepiidae (p. 47). Hierher Formen vom Typus des Belopeltis simplex Voltz (= Geoteuthis lata Münst. = Belemnosepia lata Orb. etc.) mit etwa die hintere Hälfte einnehmender, blattartig verbreiterter Conusfahne (Textfig. 61).

3. Geoteuthidae (p. 47 nicht gesondert). Hierher fossile Schulpe vom Typus des Geoteuthis Bollensis Zieten, bei denen diese blattartigen Verbreiterungen (Conusfahne) fast bis ans Vorderende

*) Natürlich läßt sich der Grad der primären Verkalkung bei fossilen Schulpen, die ja stets in kalkiges Material eingebettet sind, nicht leicht sicher feststellen. Die wachsenden Randpartien sind stets sehr zart und meist nicht erhalten. Sie dürften ebenso wie bei Sepia (s. d.) völlig unverkalkt gewesen sein. Die Verkalkung ist jedenfalls durch nachträgliche Einlagerung von kristallisiertem $CaCO_3$ in die Conchinschichten erzeugt, wie bei allen Mollusken.

reichen und von der Mittelplatte durch schmale Felder mit winkelartig rück- und vorwärts gezogenen Streifen getrennt sind. Wie 1. mit sehr großem Tintenbeutel, der weit nach hinten liegt. Hierher auch Loliginites coriaceus Quenstedt.

Während die Prototeuthoidea sich noch ziemlich eng an die Belemnoidea anschließen, treten bereits im Lias auch Schulpe auf, die schrittweise zu den recenten Metateuthoidea hinleiten. Das spricht sich in folgenden Zügen aus: 1. Die Verkalkung des Gladius nimmt ab, er wird hornartig dünn und anscheinend biegsam. 2. Das Vorderende des Gladius verschmälert sich und läuft in eine mehr oder weniger scharfe Spitze (Beloteuthis) oder einen verschmälerten Fortsatz (Teuthopsis) aus,



Textfigur 61.

Schulpe fossiler Belemnosepiidae nach D'ORBIGNY 1855. a) und b) Belemnosepia lata, c) B. flexuosa, d) B. Agassizi. Die Tiere sind Sepia-ähnlich zu denken, d. h. plump und schwer. Man beachte auch den riesigen Tintenbeutel! — Bei allen drei Arten ist ein dütenförmiger Conus hypothetisch ergänzt, doch sollte dies bei c ebenso wie bei a geschehen sein. Ebenso bei d, falls das wirklich ein Belemnosepiide ist und nicht eine völlig willkürlich ergänzte Form (Leptoteuthis?). Denn auch die Vorderenden sind (schon von D'Orbigny) ergänzt, die Zeichnungen überhaupt ungenau. Wichtig ist z. B., daß die Seitenplatten, bei b und c, die allerdings nur schmal sind, völlig unterdrückt wurden (vergl. Textfigur 54). Die blattartige Verbreiterung dieser Schulpe ist eine einfache Conusfahne! a) ist ein Schema zur Analyse von b), von mir vor eigener Untersuchung des Materials entworfen. 1, 2, 3 Drei Stadien des Wachstums nach den Zuwachslinien; Mp Mittelplatte; Np, Fa unterschiedene Teile der Conusfahne; Co Conus.

wodurch anatomische Verschiebungen im Bereich des Nackenknorpels, des Ansatzes der Kopffußretraktoren und der Stellarganglien bedingt werden (s. das folg. Kapitel). 3. Diese Verschmälerung vorn beruht auf einer solchen der ganzen Mittelplatte (p. 146), die sich zuletzt auf einen schmalen Streifen zwischen den mächtigen blattartigen Seitenplatten beschränkt. Sie erscheint so wie die Mittelrippe eines Blattes und wird dann als »Rhachis« bezeichnet, während die Seitenplatten sich an die ebenfalls wohl entwickelte Conusfahne anschließen und mit ihnen zusammen eine vergrößerte »Fahne« bilden (Textfig. 62). 4. Die Seitenplatten beschränken ihre Verbreiterung rückschreitend auf den hintern Teil des Schulps, während sie nach vorn auslaufen; daraus ergibt sich, daß das Vorderende der Rhachis (s. auch Textfig. 60) mehr oder weniger frei steht. Dieser Schritt wird durch deutliche

Übergänge innerhalb der Beloteuthidae vermittelt.*) 5. Die Rhachis biegt sich nach unten rinnenartig zusammen, so daß dorsal ein kräftiger Kiel auftritt, während die Seitenplatten die primäre flache Wölbung beibehalten. 6. Der Conus wird gerundet, löffel- oder schöpfkellenartig.

Diese Veränderungen führen zu den heute lebenden Typen der Teuthoiden, den Metateuthoiden. Die fossilen Formen, an denen sie sich verfolgen lassen, fasse ich zusammen (p. 47) als

Mesoteuthoidea

(= Loliginites crassicarinati Quenstedt).

Diagnose: Fossile Teuthoidea (Lias bis Kreide), bei denen die Mittelplatte des Proostracums vorn mit verschmälertem Bogen, Spitze oder zugespitztem Fortsatz abschließt, mehr oder weniger deutlich zu einer nach unten offenen Rinne (»Kiel«) zusammengebogen ist und nicht durch Asymptoten scharf von den Seitenplatten abgegrenzt wird — bei denen die Conusfahne kräftig ist, gegen die Hälfte der Länge des Gladius einnimmt und hinten in einen löffel- oder schöpfkellen-artigen Conus übergeht — bei denen äußere Asymptoten durch eine leichte Einbiegung der Zuwachslinien unauffällig aber deutlich ausgeprägt sind. Hierher gehören vier Familien (p. 47):

1. Trachyteuthidae. Plumpe Teuthoiden, deren Sepia-ähnliche Schulpe kräftig verkalkt sind und längs der Mitte der Rückenseite eine Zone höckriger Rauhigkeiten zeigen — bei denen die Mittelplatte des Proostracums noch relativ breit ist, vorn in ziemlich stumpfem Bogen endigt (Textfig. 62, IV) und keinen deutlichen Kiel aufweist. Hierher Trachyteuthis hastiformis Rüpp. aus den Solnhofener Schiefern, sowie verwandte Arten. (Vergl. ZITTEL-BROILI, 1915 p. 582, Fig. 1273.)

2. Beloteuthidae. Plumpe Teuthoiden, deren blattförmige, bereits Loligo-ähnliche Schulpe glatt und schwächer verkalkt sind, einen kräftigen Mediankiel haben und vorn in eine stumpfe, scharfe oder leicht ausgezogene Spitze auslaufen. Hierher Beloteuthis Münst. und Verwandte aus dem Lias. (Textfig. 62, III, II, I.)

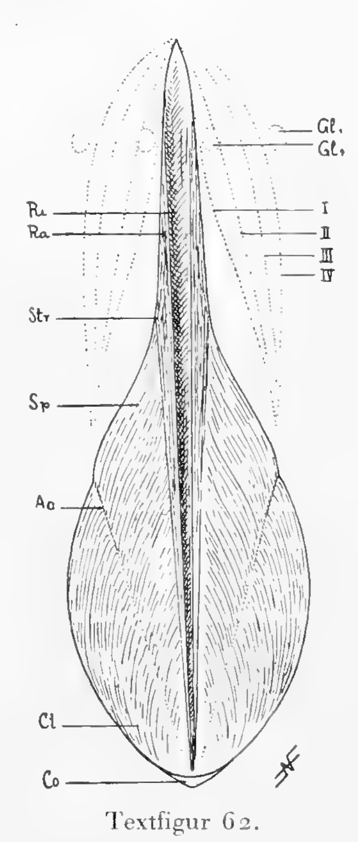
3. Palaeololiginidae. Etwas schlankere Teuthoiden, deren durchaus Loligo-ähnliche Schulpe vorne in eine verlängerte »freie Rhachis« ausgehen und hinten eine blattartige Fahne aus Conusfahne und Seitenplatten (Textfig. 62 p. 146) tragen. Hierher Palaeololigo Naef 1921 = Teuthopsis Wagner aus den Solnhofener Schiefern (Malm) und ähnliche Formen aus der unteren Kreide des Libanon.

4. Kelaenidae. (Vergl. p. 47.) Diese an sich sehr interessante, aberrante Gruppe hat hier, wo es darauf ankommt, die Beziehung zu den recenten Typen aufzuhellen, kein besonderes Interesse. Hierher Kelaeno Münst. aus dem lithogr. Schiefer Bayerns und Württembergs.

Die im Vorstehenden durchgeführte Ableitung eines Loligo-(Metateuthis-)artigen Schulpes veranschaulicht Textfig. 62. Hier wollen wir nur noch auf die Bedeutung der darin ausgesprochenen Metamorphose für den Träger hinweisen, sowie einige Einzelheiten und Zusammenhänge beleuchten.

*) Bei allen diesen Formen und ihren Verwandten fehlen deutliche Asymptoten zwischen Mittel- und Seitenplatten des Proostracums, was durch die Form des Vorderendes bestimmt ist. Eine scharfe Umbiegungsstelle (wie bei Gr_1, Textfig. 54) am Zuwachsrand fehlt hier.

Durch die Zuspitzung des Proostracums am Vorderrande verschmälert sich dieses notwendig zugunsten der Seitenplatten. Denn je spitzer der Schulp wird, desto schmäler wird der vorn zwischen die Stellarganglien (die sich seitlich dicht anschließen, s. Textfig. 58) hinein reichende Teil des wachsenden Randes, von dem die Bildung des Proostracums ausgeht. Damit muß sich aber auch die Nackenhafte verschmälern und der den Vorderteil des Mantelsackes stützende Gladiusabschnitt geschwächt werden.



Textfigur 62.

Schulp von Palaeololigo mihi = Teuthopsis oblonga Wagner (= T. princeps desselben Autors), rekonstruiert nach dem Originale in der Münchener paläontol. Sammlung unter Vergleich mit guten Stücken aus Solnhofen, Eichstädt und Daiting. Man beachte den löffelförmigen Conus (Co), die blattartigen Seitenplatten (Sp), denen sich die ähnlich beschaffenen Hälften der Conusfahne (Ct) zur Bildung der Fahne anschließen; Ra freie Rhachis (bezeichnet ist die seitliche Grenze der Mittelplatte), die durch eine längsgestreifte Zone (Str) in die Seitenplatten übergeht; Aa äußere Asymptote, Proostracum und Conusfahne trennend. (Diese Grenzlinie ist auch bei recenten Gladien mit wohlentwickelter Fahne stets sehr deutlich nachweisbar.) Der hier dargestellte Schulp könnte ebenso gut den Metateuthoidea angereiht werden, zu denen er unverkennbar überleitet. Man beläßt aber zweckmäßiger ihn und die ganze Familie, die dort isoliert stünde, bei den fossilen Verwandten, an die er sich aufs engste anschließt. Die punktierten Linien deuten schematisch die Umrisse des Proostracums bei vier verwandten Arten an, die stufenweise die oben (p. 144) geschilderte Metamorphose innerhalb der Mesoteuthoidea zur Anschauung bringen: I. die Palaeololigo nahestehende Beloteuthis acuta (s. unten), II. Beloteuthis Bollensis III. Beloteuthis subcostata, IV. Trachyteuthis hastiformis, die sich noch deutlich an die Prototeuthoidea (Textfig. 61) anschließt. Gl_1 ist die vermutliche Stelle des Stellarganglions bei dieser Art, Gl_2 die für Palaeololigo anzunehmende. (Vergl. die entsprechenden Textfiguren in Kap. 6.)

Das verschmälerte Vorderende des Gladius (Textfig. 62) haftet am Nacken und bildet nun allein sozusagen das Rückgrat des ganzen Hinterkörpers, trennt auch die beiden Stellarganglien und die Hälften des Muskelmantels, die jederseits ansetzen, voneinander. Dadurch müssen Differenzierungen kompensatorisch hervorgerufen werden: die »Rhachis« versteift sich durch Verdickung und kielartiges Zusammenbiegen und tritt damit aus dem Zusammenhang der Teile als neues Gebilde heraus, was auch die besondere Bezeichnung rechtfertigt, die der Morphologie der recenten Tintenfische entnommen ist. Die Seitenplatten werden durch den Vorgang sozusagen abgedrängt und der Conusfahne zugeschoben, mit der sie sich zur »Fahne«, einem auf den ersten Blick einheitlichen Gebilde, vereinigen, dessen heterogener Ursprung aber auch im Bau stets deutlich bleibt.

Diese Erkenntnis ist mir freilich erst neuerdings aufgegangen, und die frühere, teils unsichere, teils fehlerhafte Auffassung spricht sich in verschiedenen Textfiguren (55 c, d; 61 c, d) aus, die nachträglich nicht mehr zu ersetzen waren. Meine heutige morphologische Einsicht gibt am klarsten die Textfig. 62 wieder, die man mit 54 zu vergleichen hat.

Eine genauere Darstellung und Begründung der hier gegebenen morphologischen Auffassung wird man in meinem Buch über die fossilen Cephalopoden finden. Hier möchte ich nur darauf hinweisen, daß im Anschluß an Trachyteuthis-ähnliche Formen (p. 145) die Arten Beloteuthis subcostata Münst., B. Bollensis Ziet. und B. acuta Münst. eine Reihe bilden, die zu Palaeololigo führt. Da von deren Vertretern die Abbildungen zugänglich sind, wenn auch die verschiedenen Namen, die dazu gegeben werden, leicht irre führen, so mag diese Feststellung schon hier Platz finden.

CORRIGENDA

1. Systematisch-Nomenklatorisches. Die weitere Bearbeitung der fossilen Cephalopoden und die Durchsicht der neuesten Literatur verlangt kleine Änderungen an diesen 1916 verfaßten Abschnitten.

p. 46. Palaeoctopus Woodw. (s. p. 50) zwingt zur Schaffung einer eigenen, den Cirroteuthoidea und Polypodoidea vorauszustellenden Unterordnung.

p. 47. Den Belemnoidea muß als 6. Familie (Vasseuriidae) die Gattung Vasseuria M.-Chalmas angefügt werden. Diese hat nichts mit Belosepiella Alessandri zu tun, wie Leriche (1906) und Abel (1916) meinen: letzterer fehlt der Phragmocon, sie stellt nur eine Beloptera ähnliche Scheide dar; bei Vass. ist aber gerade die Scheide mit Alveole erhalten und durchaus belemnoid. — Statt Belemnosepiidae muß stehen: Belopeltidae Naef. Dazu: Belopeltis Voltz (für „Loligo" Aalensis = Bollensis Zieten = „Geoteuthis" Bollensis Münst.). Die übrigen Namen sind entweder zu streichen oder gehören zu den Geoteuthidae Naef. Dazu: Geoteuthis („Belopeltis") simplex (Voltz) = G. lata = G. Orbignyana Münst. Die Leptoteuthidae bilden die 3. Fam. mit Leptoteuthis H. v. M., die Plesioteuthidae die 4. mit Plesioteuthis Wagn. und Paraplesioteuthis Naef (für „Geoteuthis" sagittata Münst.; vergl. p. 143). Die übrigen Namen sind zu streichen. Zu den Trachyteuthidae, nicht den Beloteuthidae gehört auch Glyphiteuthis Reuss. Phylloteuthis und Ptiloteuthis sind völlig unsicher. „Teuthopsis" Wagner ist nicht „Teudopsis" Deslongchamps. Dieser Name bezeichnet zunächst die später als Loliginites coriaceus Quenst. beschriebene T. Agassizi (Textfigur 61d), dann aber eine Beloteuthis Bollensis (Zieten Taf. 37) nahestehende Form, beide aus dem Lias. Für „Teuthopsis" Wagner schlage ich den Namen Palaeololigo vor und schaffe die Familie der Palaeololiginidae (s. p. 145). — Kelaeno hat keine Haken! Überhaupt sind solche bei keinem fossilen Teuthoiden nachgewiesen. Meine leider irrige Ansicht gründet sich auf falsche Angaben bei Münster, Meyer und Wagner, die ich umso eher als gültig ansehen mußte, als sie von J. Walther 1905 bestätigt wurden. Dies hat eine falsche Bestimmung zur Voraussetzung: die betreffende Platte von Daiting mit Kegel, Proostracum, Kopfabdruck, Augen und Armen in der Münchner Studiensammlung gehört nicht hierher (gegen den groben Augenschein), sondern zu Acanthoteuthis (p. 112). Durch diesen Lapsus ist meine Meinung begründet gewesen (p. 127 bis 133), es gelte für Teuthoidea und Belemnoidea eine gemeinsame Urform mit Haken. Die Haken der B. und rezenten T. sind voneinander unabhängig, wenn auch auf dieselbe Weise herzuleiten.

p. 48. Zu den Chiroteuthidae gehört auch Joubinioteuthis Berry 1920. p. 49. Zu den Cranchiidae Verrilliotenthis Berry 1916 und Leucocranchia Joubin 1912.

p. 49. Proto- und Metasepioidea lasse ich fallen, da mir Mittelformen bekannt geworden sind. Zu den Sepioidea gehören neun Familien: 1. Belemnosidae Naef mit Belemnosis (von Spirulirostra verschieden); 2. Belopteridae Naef mit Belopterina, Beloptera, Belopteridium Naef (für Beloptera Edwardsi Deshayes 1825), Belopterella Naef (für Beloptera cylindrica v. Koenen); 3. Belosepiellidae Naef mit Belosepiella Aless.; 4. Spirulirostridae Naef mit Spirulirostra und Spirulirostrella Naef (für Spirulirostra Szainochae Wojcik 1903); 5. Spirulirostrinidae Naef mit Spirulirostrina, die überleitet zu 6. Sepiidae (dazu auch Metasepia Hoyle 1885); 7. Spirulidae; 8. Idiosepiidae; 9. Sepiolidae. — Der Name Rondeletia Naef 1916 ist durch einen Fisch besetzt und soll

weiterhin durch Rondeletiola ersetzt werden (Proc. Un. St. Nat. Mus. V. 17 p. 454).

p. 50. Der Name Calais ist zu streichen (Palaeoctopus Woodward ist giltig), ebenso fallen Polypus statt Octopus, Moschites statt Eledone, und Polypodidae statt Octopodidae. Vampyroteuthis und die 3 folgenden Gattungen sollten die besondere Familie der Vampyroteuthidae Thiele 1915 bilden. Die Aufstellung der Opisthoteuthidae stammt von Verrill. Der Name „Cirroteuthoidea“ wird auch von Berry (1920) gebraucht; „Lioglossa“ und „Trachyglossa“ hat vor Hoyle (1886) schon Lütken (1882) verwendet; Grimpe führte „Cirrata“ und „Incirrata“ schon 1916 ein. Zu den Octopodiden ist (nach Joubin 1918) Graneledone, zu den Bolitaeniden Vitreledonella nachzutragen (?).

p. 135. Zur Diagnose der Teuthoidea ist zu bemerken, daß die Familie der Enoploteuthidae eine Ausnahme macht, indem bei ihr alle Radulazähne wie bei den Sepioidea einspitzig sind. Nur Enoploteuthis ist normal (vergl. Textfig. 146).

p. 143. Zu Textfig. 60: Eine erneute Prüfung von Cricks Abbildung lehrt mich, daß diese „Plesioteuthis prisca“ eine Leptoteuthis gigas ist. Die Breite (Winkelmaß) der Mittelplatte nimmt im Lauf der Entwicklung zu und muß bei solch kleinen Stücken etwa die vorliegenden Verhältnisse zeigen. Die Seitenplatten sind wohl viel breiter als in meiner Figur und damit Leptoteuthis gigas ähnlich. —Statt Belemnosepiidae muß Geoteuthidae Naef, statt Geoteuthis Bollensis „Loligo“ Aalensis Zieten stehen, statt Geoteuthidae Belopeltidae. Über die Plesioteuthidae s. p. 147.

p. 144. Zu Fig. 61: Belemnosepia ist ein unhaltbarer Sammelname. „B. lata“ ist Geoteuthis („Belopeltis“) simplex (Voltz 1840), „B. flexuosa“ = Parabelopeltis („Geoteuthis“) flexuosa (Münst. 1843) Naef 1921, „B.“ Agassizi Deslongchamps (1835 part.) = Loliginites coriaceus Quenst. 1849.

2. Druckfehler und kleine Berichtigungen. p. 1 Zeile 5 (v. oben) setze gefaßt statt gemacht. p. 8 Zeile 21 (v. oben) setze nach diese: Beziehungen p. 13 Zeile 3 (v. unten) setze Identifikation statt Indentif. p. 26 Zeile 1 (v. unten) setze spezielle vor Bedingtheit. p. 44 Zeile 5 (v. oben) setze: und Cuvier gab der Klasse ihren heutigen Namen, der allgemein akzeptiert... p. 45 Zeile 11 (v. oben) setze 1911 statt 1916. p. 46 Zeile 11 (v. oben) setze Cuvier 1798 statt Schneider 1784. p. 46 Zeile 14, 18 u. 23 setze 1818 statt 1817, ebenso p. 50, Z. 1. p. 47 Zeile 6 (v. oben) setze Diploconus Zitt. statt Dipl. Orb. p. 48 Zeile 10 (v. oben) setze nach Enoploteuthidae: Chun 1910 statt Pfeff 1900. p. 66 Textfig. 53 setze K-Kalküberzug. p. 66 Zeile 55 (v. unten) setze (B) statt (K). p. 67 Zeile 4 (v. oben) setze quergezogene statt querverlängerte. p. 69 Zeile 12 (v. oben) setze nach Kap. 2 statt 5. p. 69 Zeile 14 (v. oben) setze Trichterklappe statt Trichterklappen. Ferner setze nach Öffnung: beim Einatmen. p. 69 Zeile 11 (v. unten) setze nach zusammen: gekrümmt. p. 69 Zeile 1 (v. unten) setze diesen statt dieser. p. 70 Zeile 2 u. 14 (v. oben) setze Abdominalkomplex statt Analk. p. 72 Zeile 10 (v. oben) setze Formen statt Poren. p. 77 Zeile 4 (v. oben) setze Cuvier 1798 statt Schneider 1784. p. 109 Zeile 3 (v. oben) setze 1818 statt 1784. p. 111 Textfigur 39 steht auf dem Kopf mit dem Hinterende nach oben. p. 129 Zeile 2 (v. unten) setze als einseitige statt mit einseitiger. p. 132 Zeile 8 (v. unten) setze conocauda statt conocanda. p. 136 Zeile 6 (v. oben) setze oder statt d. h. p. 142 Zeile 1 (v. unten) setze meist vor scharf. p. 143 Zeile 1 (v. unten) setze Zieten in (). p. 143 Zeile 8 (v. oben) setze statt Wagner H. v. Meyer, statt Rüppell Wagner.

Eine allgemeine Orientierung über „das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben“, die noch einige Berichtigungen und Ergänzungen zum vorstehenden Teil der Monographie enthält, bringt die so betitelte kleine Abhandlung in „Mitt. d. Zool. Stadion zu Neapel, Bd. 22, 1921, p. 527—542.

Allgemeine Zeichenerklärung

ad Manteladductor
ak Augenkammer (Orbita)
al Außenlippe
an After
ap Art. pall, post.
ar Armkranz
as Art. siphonalis
at Armtrichterverbindung
au Auge
ax Körperaxe
ba Backenhöcker
bt Buccaltrichterstütze
ch Chromatophor
cl Centrallücke des Keims
co Conus des Gladius
da Dotterarterie
de dorsale Mantelecke
dh Dotterhülle
dk dorsale Augenkante
dl Drüsenlinie
dm dorsale Mantelspalte
do Dottersack
dv Dottervene
dz Dotterzellen
ea Embryonalkörper
ed Enddarm
es Endspitze des Mantelsackes
fa Fahne des Gladius
fe „Fenster“
fl Flosse
fr Stirnfeld
gb Gürtelband
gd Giftdrüse
gl Gladius
hb hinteres Bindestück des Primärlids (auf Tafel 2 sollte *hl* stehen; ebenso auf Tafel 32!)
hl hintere Lücke desEmbryonalkörpers
ho Hoyles Organ; 1 medialer, 2 lateraler Schenkel
hz Herz
il Innenlippe
ir Iris
ka Kopfanlage
kb Kiemenband
kh Kiemenherz
kl Trichterklappe
km Kieme
kn Trichterhafte („Knorpel“)
kp Kopf
kr Kiemenretractor
ks sekundärer Keimscheibenrand
kv Kiemenvene
lb Leber
li Linse
ma Mantel
mb Mittelband der Keimscheibe
mf Mittelfeld der Keimscheibe
mh Mantelhöhle
mk Mundkegel
mr Musc. rect. abdominis
ms Mantelseptum
mu Mund, prim. Mundrand
na Nabel
nd Nidamentaldrüse
ni Niere
nk Nackenhafte
np Nierenporus, Nierenpapille
nt Naht
pd Pericardialdrüse
pf 1—5 Armpfeiler (dorsoventral gezählt)
pk primäre Kopfhaut
pl Primärlid
pr Proostracum
pu Pupille
ra Randstrahlen der Keimscheibe
rh Rhachis des Gladius
ro Riechorgan
rs Randsaum der Flosse
rt Trichterretractor
se Schalenepithel
sf Schalenfalte
sg Ganglion stellatum
sh Schirmhaut
sk Sekundärlid
sl Seitenlinie
sm Schlundmasse
sn Mantelnerv
sp Schalenporus
sr Subdradularorgan
ss Schwimmsaum
st Statocyste
su Schutzsaum
ta Tentakeltasche
tb Tintenbeutel
td Trichterdrüse
te Trichterecke
tk Tentakelkeule
tm Mittelstück des Trichterrohrs
tn Tentakel
tö Trichteröffnung
tr „ rohr
ts „ septum
tt „ tasche
uk Unterkiefer
va Venenanhänge
vb Vorderes Bindestück des Primärlid[s]
vc Vena cava
vd Vorderdarm
ve Ventrale Mantelecke
vk auf Tafel 30 Vorkammer; sonst: ven[t]rale Augenkante.
vl Vena pall. lat.
vm Ventrale Mantelspalte
vp Vena pall. post.
vr Verdickungsring d. Keimscheibe (Me[]so-Entoderm)
vs Venenschenkel
wk weißer Körper
wz Hautwarzen

z, y, x, w, v, u etc. bezeichnen einzeln[e] Punkte am Embryo und wechsel[n] die Bedeutung (vergl. Tafel 1)

d, ausnahmsweise *h*, bezeichnet das Hin[]terende der dorsalen,
v das der ventralen „Augenkante“ (ve[r]gleiche Tafel 6, Fig. 4)
p Stelle der primären Pupille. Porus de[r] primären Augenblase (Tafel 2, Fig. [])
n Narbe
t Trichterecke

A—D die vier Furchungsoktanten ein[er] Seite (Tafel 1, Tafel 24)
I—V. Die 5 Arme einer Seite, dorsoven[]tral gezählt (Tafel 19, Fig. 5)
X. Medioventrales Rudiment (?) (Taf[el] 2, Fig. 5)

Die Zeit- bezw. Altersangaben der Embryonen sind ganz allgemein zu nehmen. Sie beziehen sich nicht je auf einen einzelnen Laich, da die im Aquarium abgelegten sich unter Beobachtung nicht bis zu Ende normal entwickeln, und die Dauer der Entwicklungsvorgänge natürlich von der Temperatur (Jahreszeit) abhängig ist. Die Normierung bei Loligo hält sich an die Zeit vom April—Mai, die von Octopus an den August, d. h. die gewöhnliche Laichperiode.

NAEF · CEPHALOPODEN

TAFELN ZUM 1. BAND

(SYSTEMATIK)

Diese Tafeln bieten vor allem eine Ergänzung zu den meist schematisierenden, durch die Unterdrückung anschaulicher Einzelheiten abstrakten Strichzeichnungen des Textes. Auch sie suchen von der Wirklichkeit nur das Typische zu geben und von allen Zufälligkeiten abzusehen; doch besteht das Bestreben, dieses Typische in natürlicher Vollständigkeit darzustellen, soweit die gebotene Technik dies erlaubt. Die Farben der lebenden Objekte zeigt nur Taf. 19.



Tafel 1: Jugendstadien von Loligo vulgaris

aus dem Plankton des Neapeler Golfes.

Fig. 1. Etwa dreiwöchiges (?) Tierchen, von unten gesehen. $^{9}/_{1}$ nat. Größe. 1 laterale Außenkante des V-Armes, 2 Ansatzstelle des Augapfels, der durch die dünne Wandung der Orbitalkammer scheint, 3 Trichtertasche, 4 Anlage der Schirmhaut zwischen 3. und 4. Arm, die noch seichte Tentakeltasche begrenzend, 5 Trichteradductor, 6 Riechorgan, 7 Trichterhafte.

Fig. 2. Dasselbe von der rechten Seite (links oben sollte 4 statt 7 stehen!). 8 Irisklappe, 9 Tentakel, 10 Orbitalporus, 11 Flossenansatz.

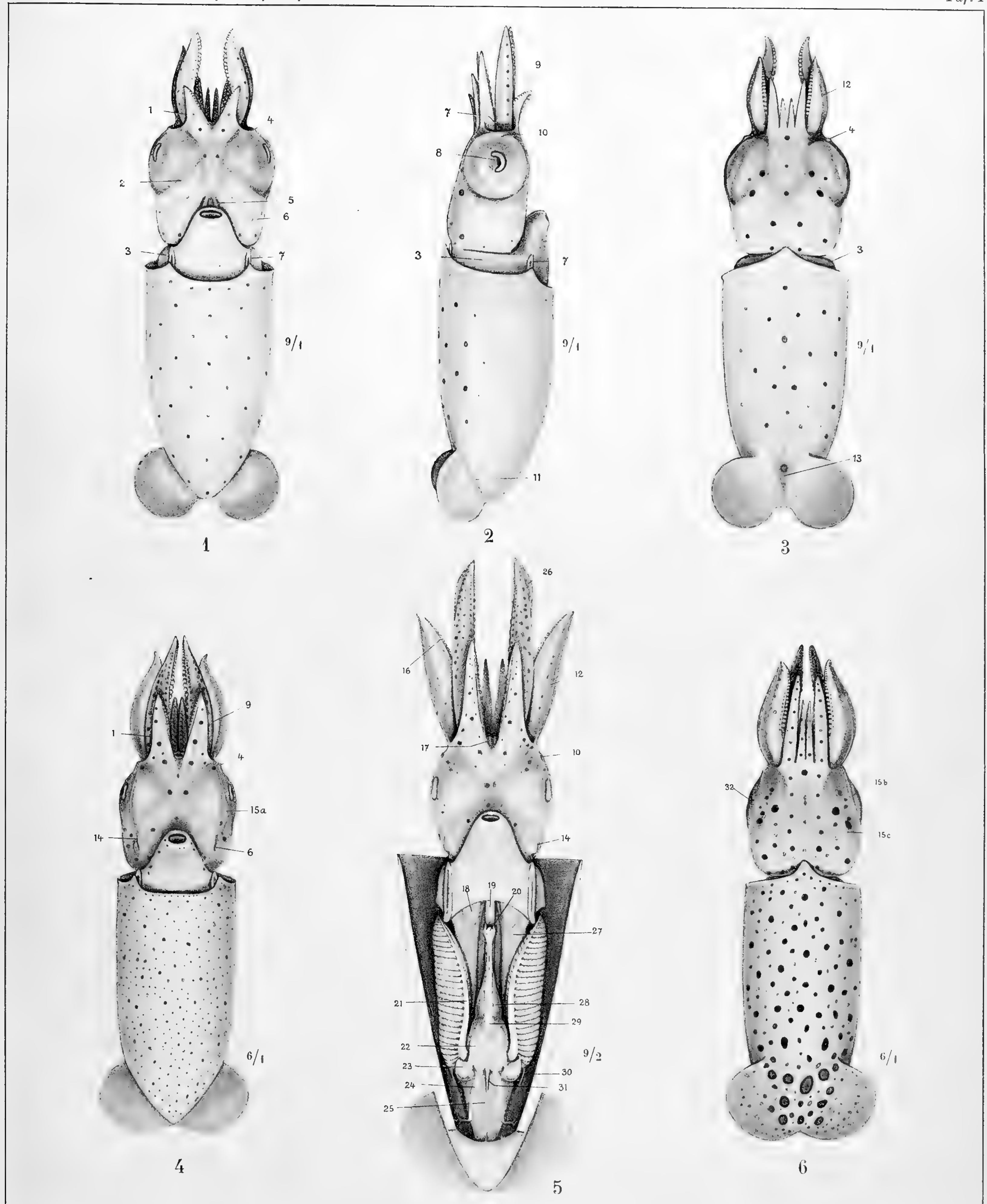
Fig. 3. Dasselbe von oben. 12 Schwimmsaum des LV-Armes, 13 Lanceola, d. i. durchscheinende Mittelplatte des Gladius. (Vergl. Textfig. 62 p. 146.)

Fig. 4. Älteres Tierchen, vielleicht von 5—6 Wochen. $^{6}/_{1}$ nat. Größe. 14 Dritte Längsfalte des »Halses«, das Riechorgan schützend, 15a Drüsenleiste.

Fig. 5. Noch weiter vorgeschrittenes Exemplar, nach Entfernung der Ventralpartie des Muskelmantels. $^{9}/_{2}$ nat. Größe. 16 Schutzsaum, 17 Ventrale Buccaltrichterstützen, 18 Ventralteil der Trichterdrüse, 19 Vena cephalica, 20 Analpapille, 21 Kiemenvene, 22 Venenanhänge, durch den Nierensack scheinend, 23 Kiemenherz, mit der anhängenden Pericardialdrüse in der oberflächlichen Kiemenherztasche des Cöloms sichtbar, 24 Vena pall. post., 25 Septum pall. med., 26 Schwimmsaum der Tentakelkeule, 27 Retractor infundibuli, 28 Tintenbeutel, 29 Enddarm, 30 Kiemenretractor, 31 Arteria pall. med.

Fig. 6. Dorsalansicht zu Fig. 4. 15b und 15c wie 15a; 32 Cornea. Die Chromatophoren sind hier z. T. ausgedehnt und zerfallen in helle gelbe, karminrote und dunkle rotbraune. (Vergl. Tafel 19 Fig. 3, wo ein sehr ähnliches Tierchen dargestellt ist.)

Alle diese Jugendformen sind im Leben fast glashell durchsichtig bis auf die Kieferspitzen, sowie einige dunkel gefärbte innere Organe, die von Flitterschichten eingehüllt sind (Augen, Tintenbeutel, Leber). Durch die Ausdehnung der Chromatophoren werden die dadurch bedingten Reflexe plötzlich abgeblendet. — Man beachte die auf der nächsten Tafel fortgesetzte Darstellung der Flossenentwicklung!



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*





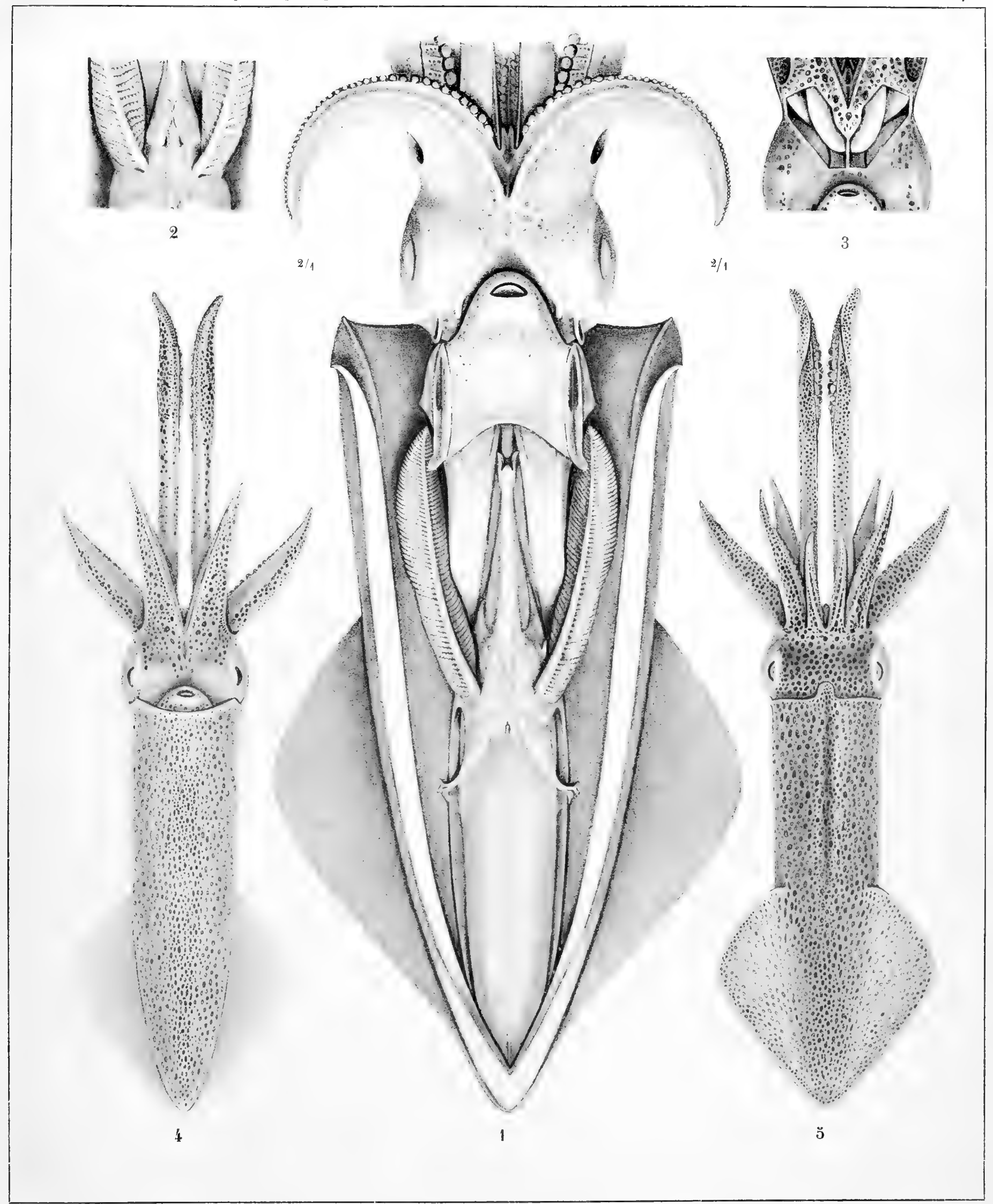
Tafel 2: Jugendliche Loligo vulgaris. $^2/_1$ nat. Größe.

Fig. 1. Etwa halbwüchsiges Männchen, mit gespaltenem und aufgeklapptem Mantel. Zur genauen Erklärung vergleiche man die entsprechende Textfigur in Kap. 7. — Begrenzung der Trichtergrube und Halsfalten treten an dem sorgfältig conservierten Stück besonders deutlich hervor. Man beachte die Einfügung der Weichteile in die Schale, deren Rand sich im hintern Teil scharf abzeichnet.

Fig. 2. Gegend des Kiemengrundes bei einem etwa eben so großen Weibchen mit jugendlichen Nidamental- und accessorischen Drüsen. (Vergl. darüber auch die Textfiguren und Erklärungen in Kap. 7.)

Fig. 3. Kopf eines wenig kleineren Exemplars mit eröffneten Tentakeltaschen. Nach Entfernung der dünnen Wand liegen die Tentakelwurzeln frei zutage. Man beachte auch das spaltförmige Eindringen der Taschen zwischen Augen und Armwurzeln und vergleiche die Figuren und Erklärungen darüber in Kap. 6—8.

Fig. 4 u. 5. Jüngeres Stück, wohl conserviert (Formol), doch mit etwas künstlich eingezogenem Kopf und verkürzten Armen. Man beachte die Verteilung der Chromatophoren und vergleiche die entsprechende Figur und Erklärung in Kap. 7.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München

Tafel 3: Mundfeld und Mantelsitus bei jugendlichen Oegopsiden.

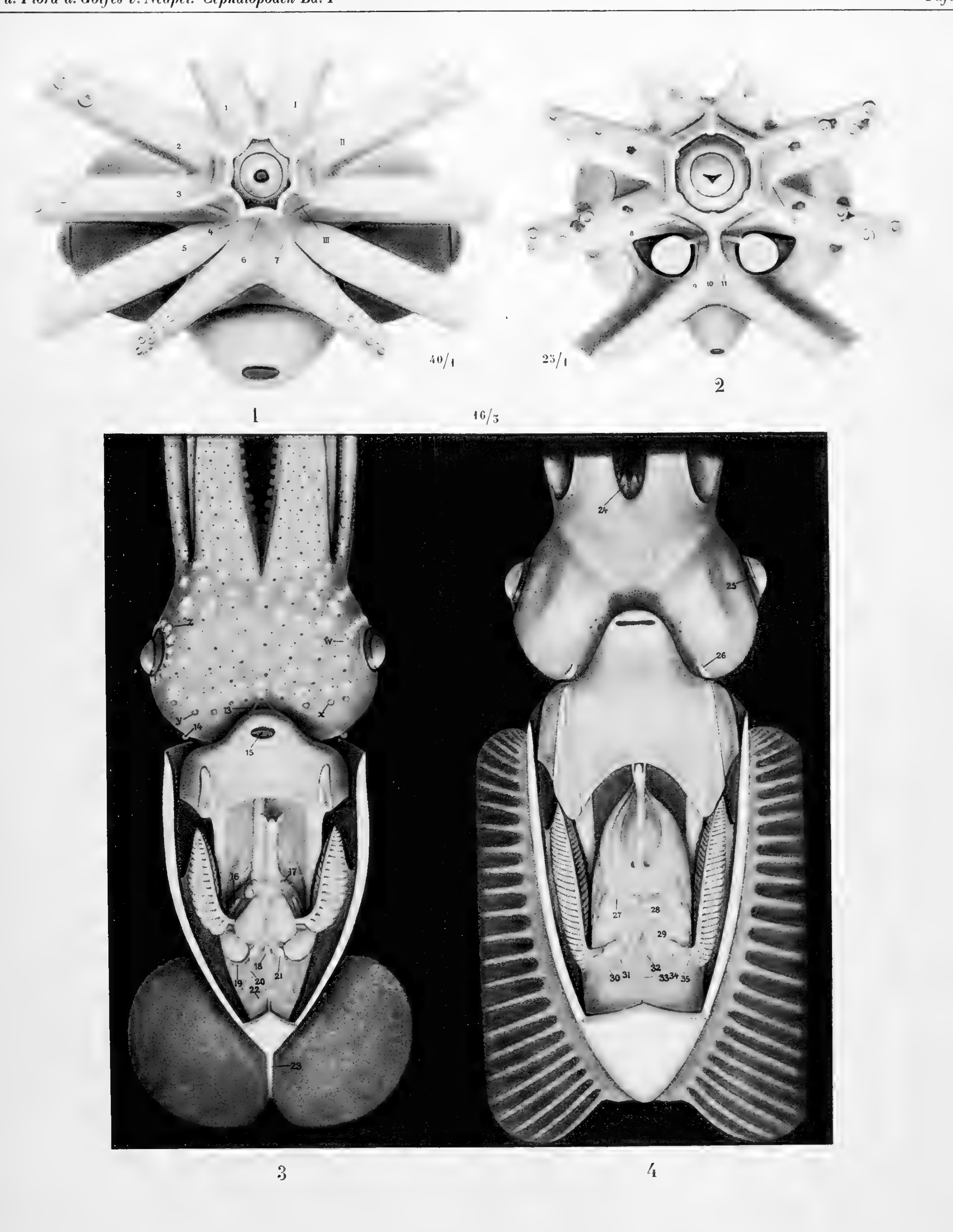
Fig. 1. Mundfeld von Abraliopsis Morrisi (Stadium der Tafel 4). $^{40}/_{1}$ nat. Größe. (Man vergl. die Textfig. 45 b, p. 119, zur allgemeinen Orientierung!) I—III Buccaltaschen. 1—4 Buccalpfeiler, 5 Fesselband (Vena tentaculi), 6 Andeutung einer 7. Buccaltasche, 7 Heftung (äußere) der Ventralarme.

Fig. 2. Mundfeld von Histioteuthis Bonelliana. $^{25}/_{1}$ nat. Größe. Man beachte die Verschmelzung der dorsalen und ventralen Buccalpfeiler (10), die Versenkung des Tentakelgrundes samt Fesselband (9)! 11 die (doppelte) Heftung des ventralen Buccalpfeilers, 12 Adductor des DL-Armes. Man vergl. die Textfiguren und Erklärungen im einschlägigen Kapitel!

Fig. 3. Calliteuthis reversa, $^{16}/_{3}$ nat. Größe, nach Entfernung der ventralen Mantelpartie. Man beachte die Leuchtorgane des Lidrandes, die demselben rechts (z) dicht ansitzen, während sie links (w) weiter abstehen. x, y abweichende Organe der hintersten Herzgrube, 13 Trichteradductor, 14 Riechorgan, 15 Trichterklappe, 16 Geschlechtsfortsatz (♀), 17 Nierenpapille, 18 Aorta post., 19 Cölomtasche des Kiemenherzens, 20 Vena pall. post., 21 Nidamentaldrüse (Anlage), 22 Art. pall. post., 23 Endspitze des Mantelsackes, zu einem Frenulum zwischen den Flossen verkümmert.

Fig. 4. Ctenopteryx siculus, ebenso. 24 Ventrale Buccalpfeiler, 25 Irisrand, 26 3. Längsfalte des Halses, den Riechtuberkel tragend, 27 Nierenpapille, davor, als breites Polster die unpaare (verschmolzene) accessorische Drüse, 28 Verbindungsstreifen zwischen Nidamental- u. accessor. Drüse (vergl. Tafel 2 Fig. 2), 29 Nidamentaldrüse, 30 Anlage des Oviductes, 31 Anhang des Kiemenherzens (34), 32 Herz, 33 Aorta post., 35 Vena pall. lat.

(Die ergänzten Flossen und Arme zeigt eine Textfigur.)

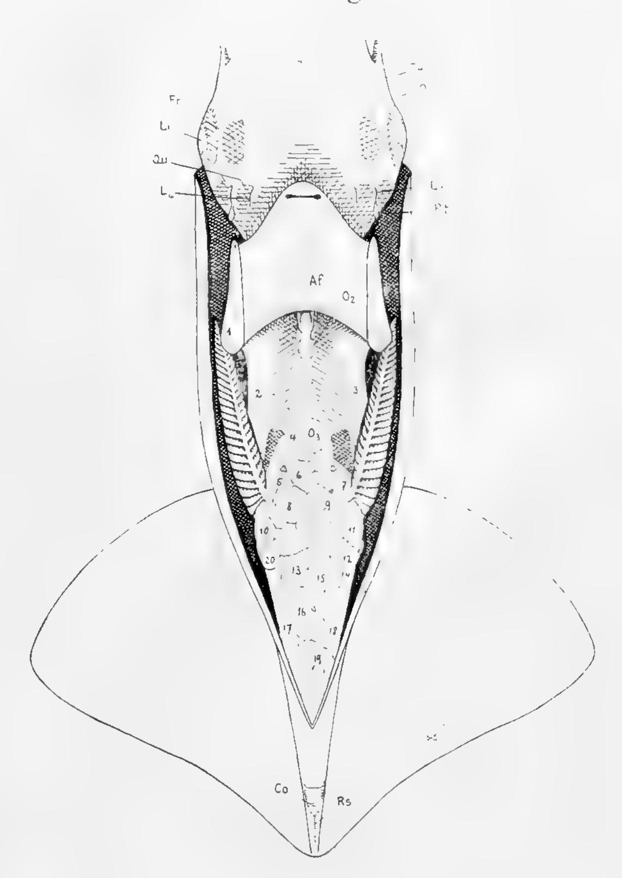

1
2
3
4
5
6
7
I
II
III
8
9
10
11
40/1
25/1
16/3
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
x
y
z
w





Tafel 4: Mantelsitus von Oegopsiden.

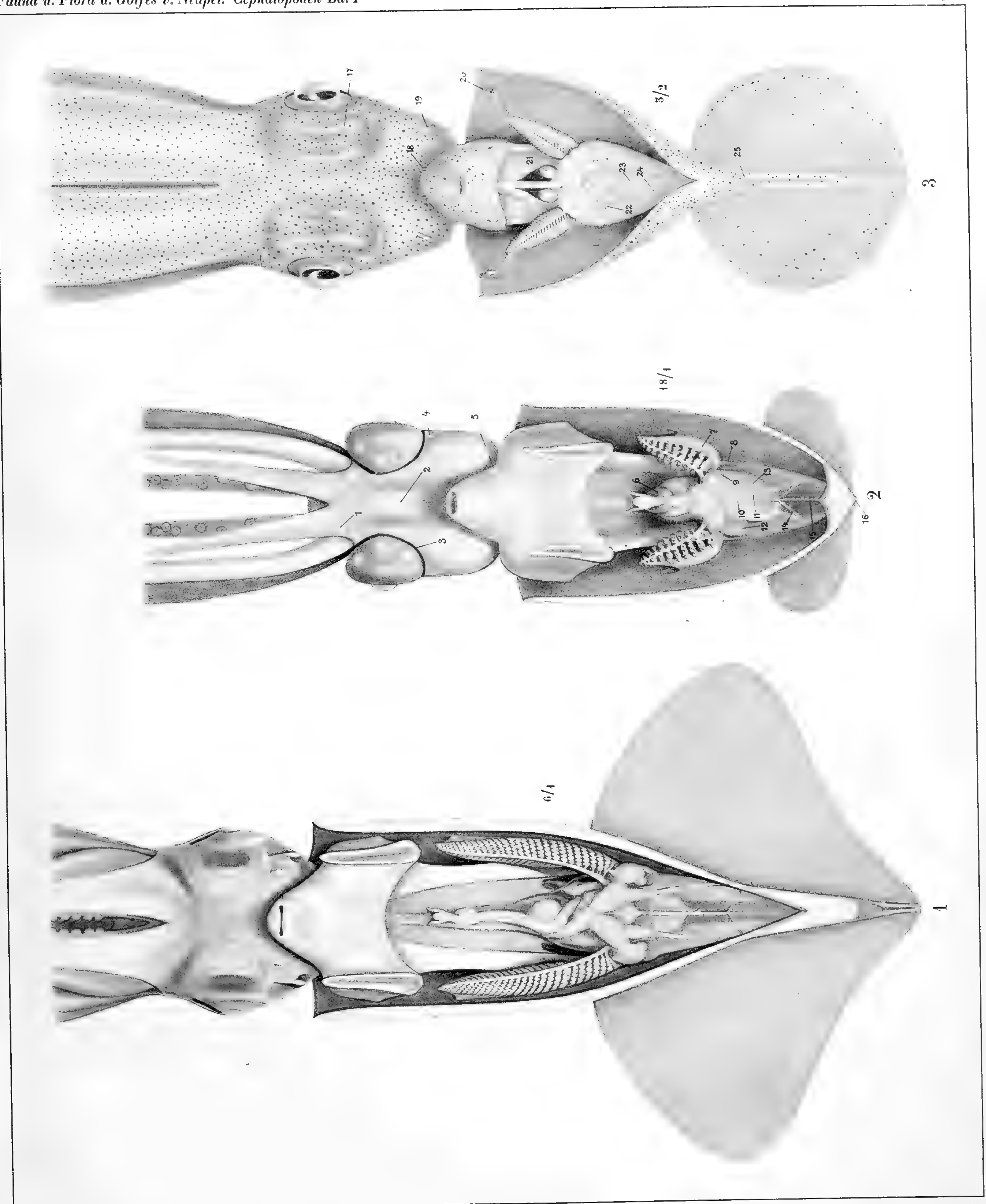
Fig. 1. Onychoteuthis Banksi juv., $^6/_1$ nat. Größe, nach Abtragung der ventralen Mantelteile. Die Erklärung bietet nebenstehende Textfigur:



Man beachte Form und Größe der Flossen, die Bildung des Hinterendes, Form und Größe des Trichterabschnittes, speziell der Trichterknorpel (1), — am Kopf: die zusammengezogenen Lidfalten, die „Fenster“ (Fn), die durchscheinenden Leuchtorgane (O_1), die Begrenzung der Trichtergrube, die Halsfalten (L_3 L_4), den Riechtuberkel (Rt), der sich an die dritte Falte anschließt, — in der Mantelhöhle: Kiemen, Kiemenherzen (10) mit dem Anhang (11), in Cölomtaschen (20) liegend, Venenschenkel (8); Hohlvene (6), Nierenpapillen (7), Enddarm (4) und After (Af), Herz (9) und Aorta post. (13), Venae pall. post. (14), die Anlage des Gonoducts außen neben dem linken Kiemenherzen (12). 2 Trichterretractor, 3 eigentümliche Vertiefung neben dessen Ansatz am Mantel, 5 Kiemenvene, 15 Magen (durchscheinend), 16 Gladius (durchscheinend), 17 Art. pall. post., 19 Gonadenanlage (feine Längsleiste), Co Conus, Rs Rostrum. O_2 anales Leuchtorgan, O_3 hinteres Leuchtorgan, auf dem Tintenbeutel, Qu Querfalte des Halses, Li Linse des Auges, Te Tentakelgrund.

Fig. 2. Abraliopsis Morrisi juv. $^{18}/_1$ nat. Größe. Die Mantelhöhle wie bei 1 eröffnet, die Augenlider völlig von den Augen zurückgezogen (3), 1, 2, 4, 5 Leuchtorgane, 6 Tintenbeutel, 7 Kiemenmilz, 8 Kiemenretractor, 9 Anlage des Gonoductes, 10 Aorta post., 11 Vena pall. post., 12 Magen, 13 Blinddarm, 14 Art. pall. post., 15 Art. (Sept.) pall. med., 16 Endspitze (fleischig).

Fig. 3. Chiroteuthis Veranyi. $^3/_2$ nat. Größe (Stück aus C. Chuns Material) (Chun 1910). 17 durchscheinendes Leuchtorgan des Augapfels, 18 Trichteradductoren, 19 Riechorgan, 20 Mantelhafte, 21 Leuchtorgan, 22 Nidamentaldrüse, 24 Vena pall. post., 25 durchscheinender langer Conus (!). Man beachte die phantastischen relativen Dimensionen der Augen und Ventralarme! Mantel nur aufgeklappt, voll erhalten.



A. Naef del.

Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin

J. B. Obernetter in München

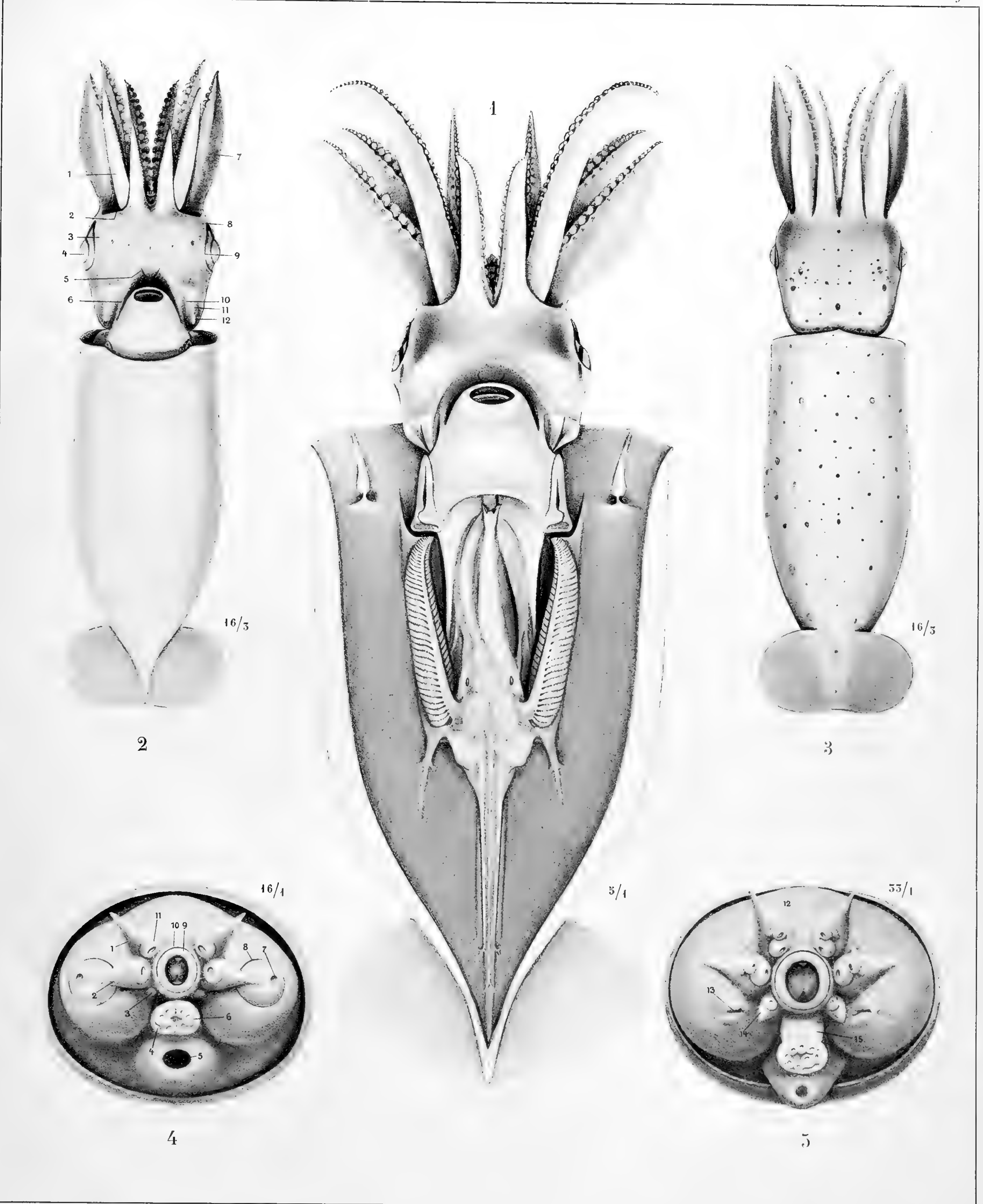


Tafel 5: Jugendstadien von Ommatostrephes sagittatus.

Fig. 1. Wohl erkennbares Tierchen. $^{5}/_{1}$ nat. Größe. Im Text ausführlich erläutert (Textfig.)

Fig. 2 u. 3. Jüngeres Stück. $^{16}/_{3}$ nat. Größe. Man vergl. Tafel 1, insbesondere die Ähnlichkeit der Flossenentwicklung! 1 Tentakelarme, eben erst auseinandergelöst, 2 Schirmhaut, 3 Drüsenlinie (vergleiche Tafel 1), 4 Augenlinse, 5 Halbmondfalte, 6 äußerer Trichteradductor, 7 Schwimmsaum, 8 Sinus des Lidrandes (9), 10 vierte Längsfalte, 11 dritte Längsfalte des Halses, 12 Riechorgan daran.

Fig. 4. u. 5. Nicht sicher zu bestimmende, indifferente »Rhynchoteuthion«-Stadien von Ommatostrephiden, von vorn gesehen. $^{33}/_{1}$ nat. Größe. Die Tentakelstiele (15) verwachsen zum »Rüssel«. Links (3) sind die LV-Arme erst angelegt, rechts (14) beginnen sie auszuwachsen. 1, 2, 3 Armanlagen, 4 Tentakelkeule (Endteil des Rüssels mit stets 4 Näpfchen jederseits), 5 Trichter, 6 terminales Näpfchen, 7 Irisrand, 8 Lidrand, 12 Napfanlage, 13 zusammengezogener Lidrand, 14 LV-Arm, 15 Tentakelstiel, als Teil des Rüssels. Man beachte die Außen- und Innenlippe und die Kieferspitzen in der Mundöffnung! (Vergl. Bd. 2 Tafel 12.)



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München



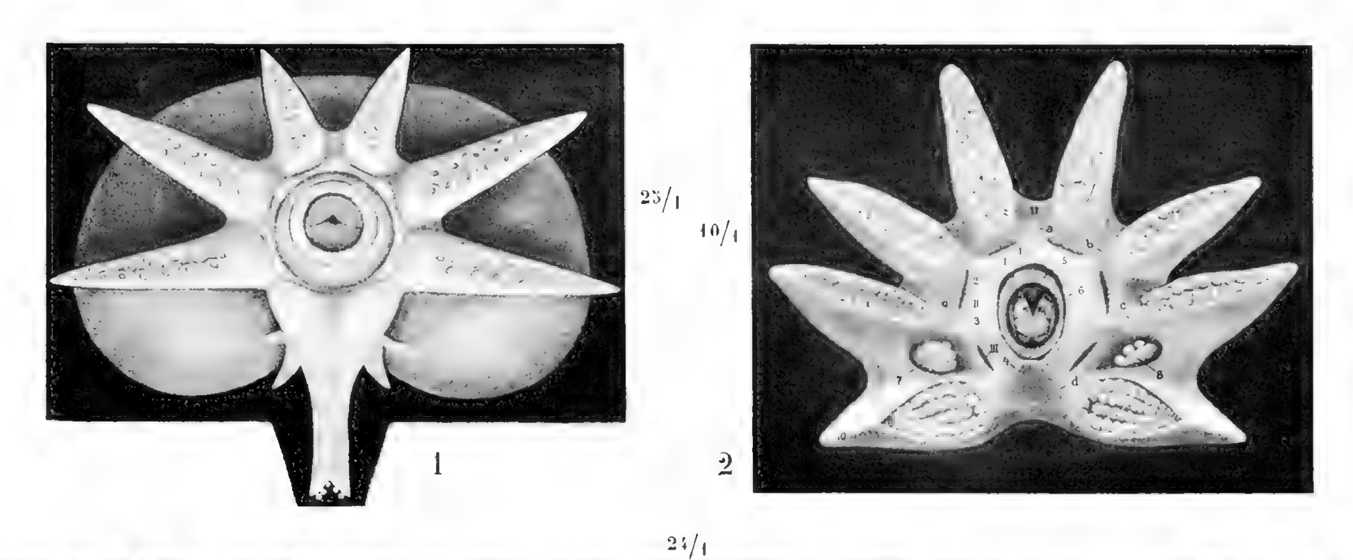


Tafel 6: Zur Morphologie des Mundfeldes der Ommatostrephiden.

Fig. 1. Rhynchoteuthion-Stadium, fortgeschrittener (der Fig. 2 vor. Tafel sich nähernd). $^{25}/_{1}$ nat. Größe. Die Tentakel beginnen sich zu trennen, die Buccalzipfel erscheinen, die Ventralarme wachsen aus.

Fig. 2. Sepia officinalis, vor kurzem ausgeschlüpft (zum Vergleich mit Fig. 3). $^{10}/_{1}$ nat. Größe. 1—4 die Buccalpfeiler, a—d deren Heftungen, I—III Buccaltaschen, (beide in typ. Anordnung) 5 Innenlippe, 6 Buccalmembran, die Außenlippe verdeckend, 7, 8 Tentakelkeulen, versenkt in der für Sepien typ. Weise, 9 Schutzsäume, am Grunde der Arme vereinigt in der für Sepioiden typ. Art, 10 Außensaum des Ventralarms, 11 Schirmhaut.

Fig. 3. Ommatostrephes sagittatus juv. $^{24}/_{1}$ nat. Größe. (Stadium der Fig. 2 Tafel 5). 1—4, I—III wie Fig. 2. — 5, 6, 7 Armadductoren, bei Teuthoiden äußerlich sichtbar, 8 Vereinigungsstelle der letzteren, 9 Schirmhautanlage, 10 Linse, 11 Schwimmsaum, 12 Keule, bereits normal entwickelt, 13 Lidrand.



1 2

24/1

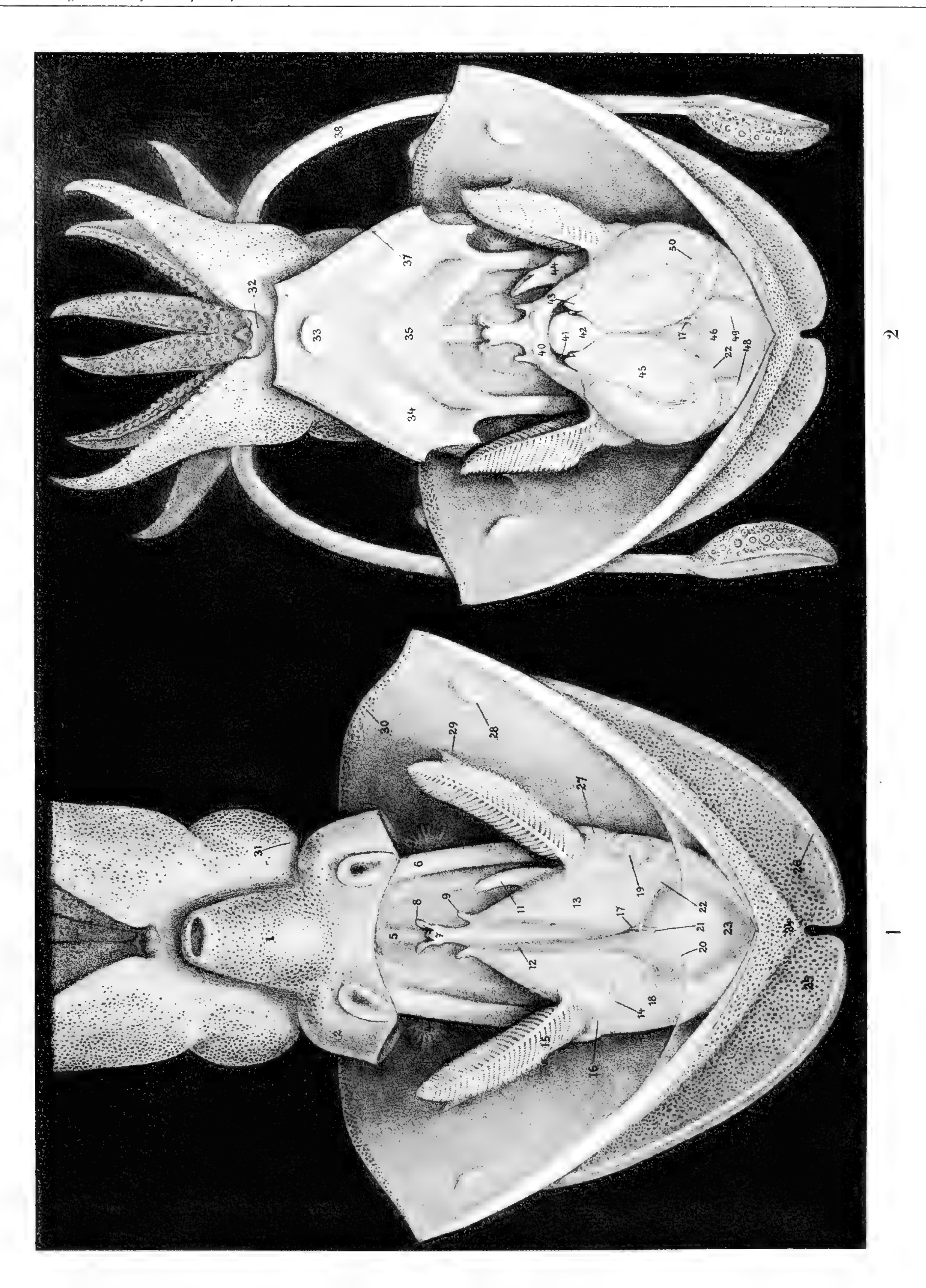
I 1 5 2 II 6 9 10 3 13 III 7 8 4 11 12

3





Tafel 7: Mantelsitus von Sepia officinalis, 1/1 nat. Gr. Links ♂, rechts ♀. 1 Trichterrohr, 2 Trichtertaschen, 3 Trichterhafte, 4 Stellarganglion, 5 Vena cephalica, 6 Trichterretractor, 7 Analpapille, 8 Flügelchen derselben, 9 Nierenpapille, 11 Geschlechtsfortsatz, 12 Tintenausgang, daneben Enddarm, 13 Venenanhänge, durch die Wand des Nierensackes schimmernd, 14 Pericardialdrüse am Kiemenherz, 15 Kieme, 16 Kiemenretractor, 17 Aorta post., 18 Vena pall. post., 19 Gonoduct, 20 hintere Grenze der Mantelhöhle (sehr dehnbar), 21 Art. (Sept.) pall. med., 22 Art. pall. post., 23 Tintenbeutel, 24 Hinterende, den Dorn des Schulps enthaltend, 25 Flosse, 26 weiße Randlinie, beim ♂ deutlicher, 27 Vena pall. lat., 28 Mantelhafte, 29 Kiemenband, 30 Chromatophoren des Mantelrandes, 31 Riechorgan, 32 Buccaltrichter, 33 Trichterklappe, 34 Trichterdrüse, 35 medialer Teil derselben, 37 Schnittfläche am Trichterrohr, 38 Tentakelstiel, 40 Accessorische Nidamentaldrüse, 41 deren Ausgänge, vertieft, 42 medianer Teil, 43 Ausgang, 44 Körper der Nidamentaldrüse, 46 wie 23, 48 Ovar, 49 Art. siphonalis, 50 Vene der Nidamentaldrüse. — Beiderseits ist der Mantel, rechts auch der Trichter gespalten und auseinandergeklappt.



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*



Tafel 8: Heteroteuthis dispar.

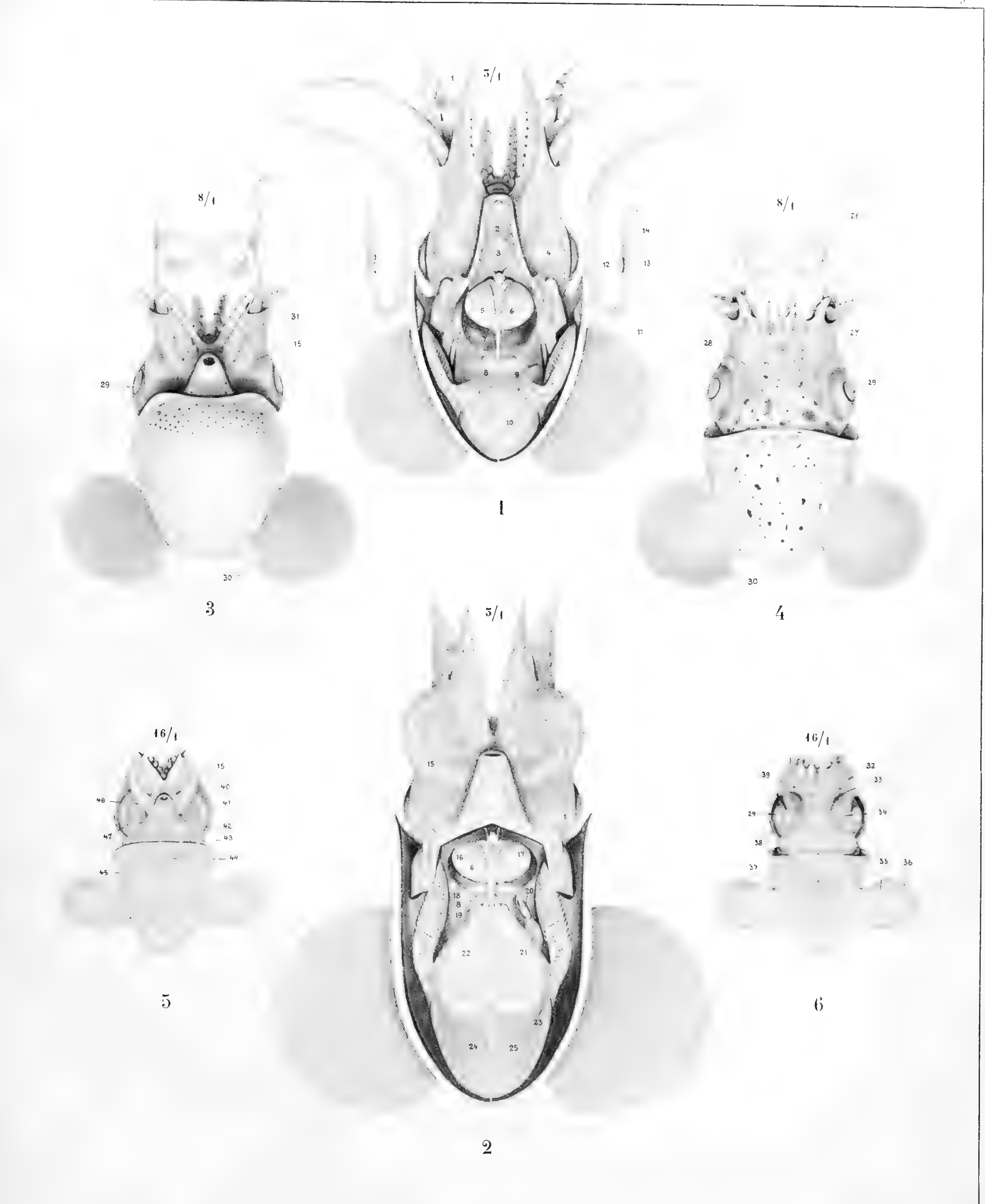
Fig. 1. Männchen, $^{16}/_{3}$ nat. Größe.

Fig. 2. Weibchen, $^{3}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 3, 4. Jugendstadium, $^{8}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 5, 6. Jüngstes Tierchen, $^{16}/_{1}$ nat. Größe.

Man beachte die Veränderung des Umrisses, insbesondere der Flossen. 1 Vergrößerter Napf des ♂, 2 Trichterklappe, 3 Trichterdrüse, 4 lateraler Trichteradductor, typisch für Sepioidea, 5 Leuchtdrüse, 6 Manteladductor, durchgetrennt, 7 Tintenbeutel, 8 Nierenpapille, 9 Geschlechtsfortsatz (»Penis«), 10 Spermatophorendrüse, 11 Mantelhafte, 12 atypischer Keulenschwimmsaum der Heteroteuthinae, 13 Drüsenrinne, 14 »Keule«, 15 Tentakelgrund im »Beutel« der von der Schirmhaut zwischen 3. u. 4. Arm gebildet wird (Fig. 3 bei 31), 16 Ausgang der Leuchtdrüse (17), 18 abgesprengter Teil der acc. Drüse (19), 20 ♀ Geschlechtsfortsatz, 21 Eileiterdrüse, 22 Nidamentaldrüse, 23 Vena pall. post., verlagert (!), 24 Sept. pall. med., 25 Ovar, 26 wie 12, 27 Schirmhaut, 28 Drüsenlinie, 29 Linse, 30 Ecke der Flosse (typisch für Heteroteuthinae!), 31 Schirmhaut, 32 ebenso, den Tentakel umschließend, 33 Augenhöhle, Spaltraum, 34 Augapfel, 35 Schaufelteil, 36 Saumteil, 37 Stielteil der Flosse, 38 Cornea, 39 dorsale Grenze derselben, 40 Augapfel, 41 durchscheinender Ventralteil der Trichterdrüse, 42 Riechorgan, 43 Trichterhafte, 44 Enddarm, durchschimmernd, 45 Kieme, ebenso, 46 Rand des basalen Teiles der Tentakeltasche.


3/1
8/1
8/1
3/1
16/1
16/1
1
2
3
4
5
6





Tafel 9: Jugendstadien der Octopodidae.

(Vergl. Bd. 2 Tafel 30)

Fig. 1. Planktonisches Stadium von Octopus macropus. $^{18}/_{1}$ nat. Größe. Aus Messina stammend, in Formol fix., wodurch das Trichterrohr stark verkürzt ist, ebenso die Arme. Man beachte die hellglitzernden Borstenbündel, die charakteristische Verteilung der Chromatophoren und den kleinen Kopf!

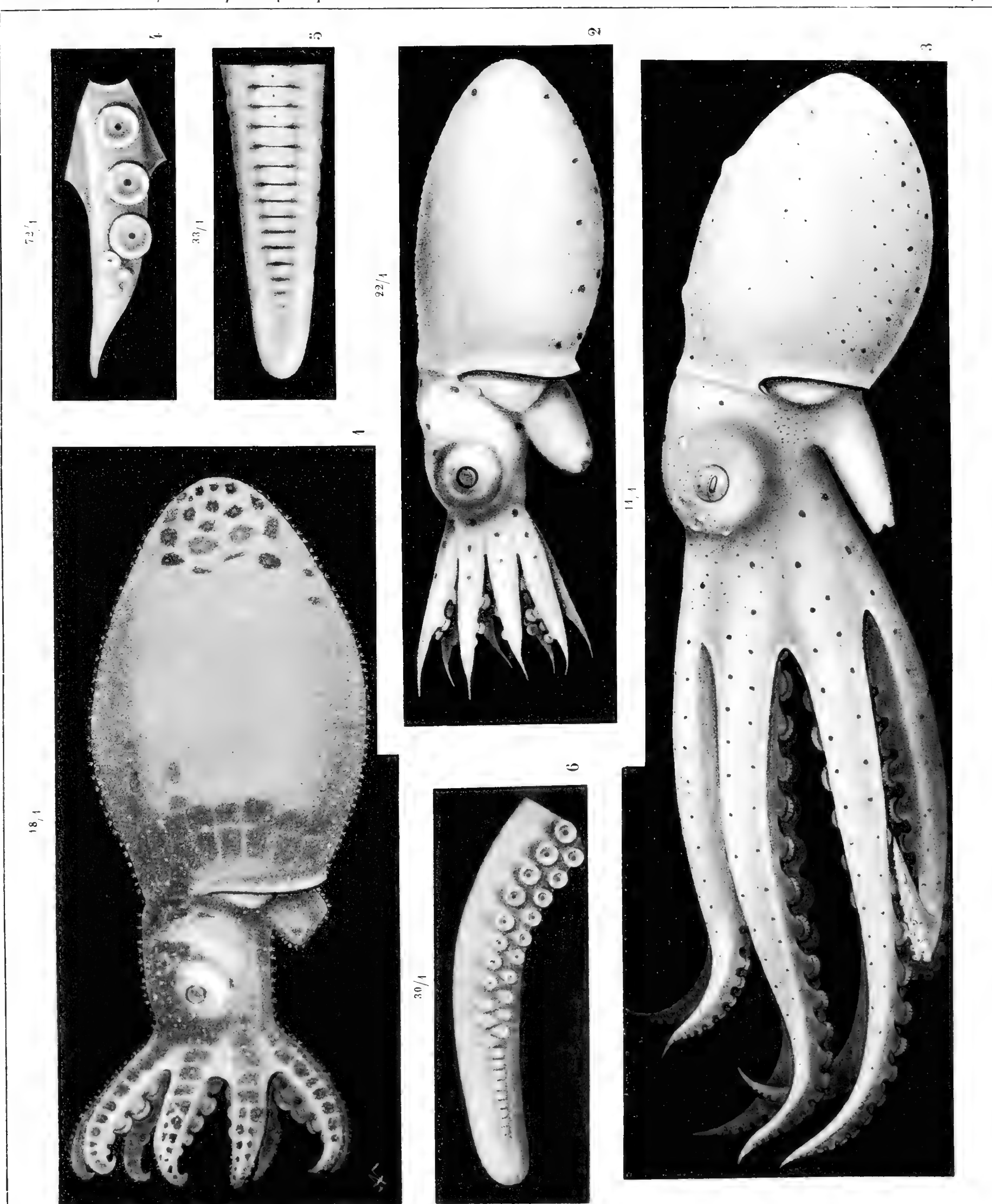
Fig. 2. Planktonisches Stadium von Octopus vulgaris aus Neapel. $^{22}/_{1}$ nat. Größe. Chromatophoren contrahiert. Man beachte die Endgeißeln (Vegetationspunkte der Arme!).

Fig. 3. Octopus vulgaris juv., nach Übergang zum benthonischen Leben. $^{11}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 4. Octopus vulgaris, planktonisches Stadium, bald nach dem Ausschlüpfen; Arm mit den 3 embryonalen Näpfen und den ersten 4 postembryonalen Anlagen. $^{72}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 5. Armspitze einer halbwüchsigen Eledone moschata, die dauernd einreihige Differenzierung der Näpfe erläuternd. $^{33}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 6. Armspitze eines jugendlichen Octopus vulgaris, die primär einreihige Anordnung der Napfanlagen und deren sekundäre Umlagerung darstellend. $^{30}/_{1}$ nat. Größe.



Tafel 10: Topographie der Mantelhöhle der Octopoden.

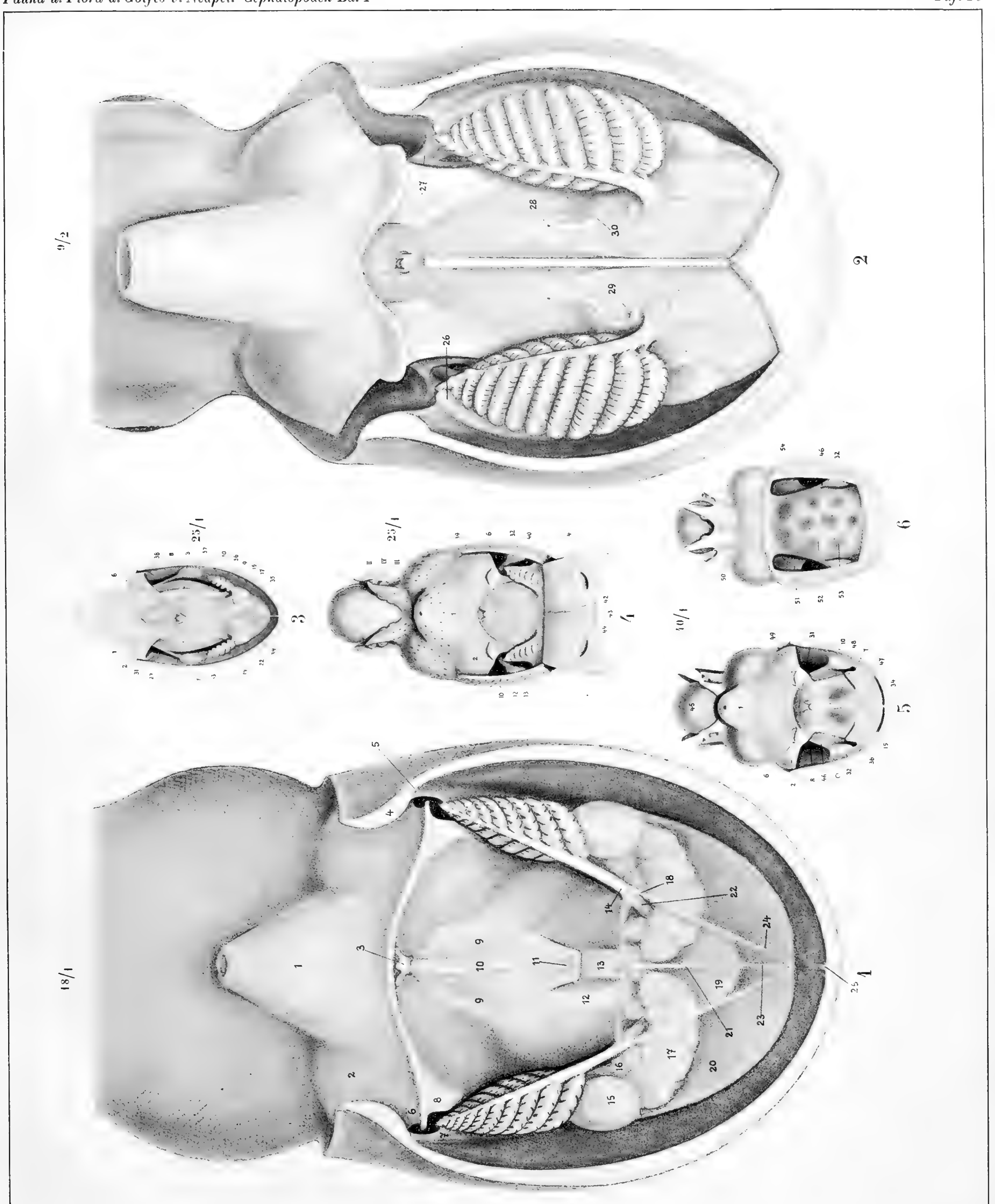
Fig. 1. Eledone moschata, frisch ausgeschlüpft. $^{18}/_{1}$ nat. Größe. 1 Trichterrohr, 2 Trichtertaschen, 3 Analpapille, 4 verdickter Mantelrand, 5 Vertiefung zum Eingreifen der Trichterecke (6), 7 Kiemenband, 8 Trichterretractor, 9 Manteladductoren, bei 10 abgeschnitten vom Mantel, 11 Art. pall. med., 12 Enddarm, durchscheinend, 13 Vena cava, darauf die Art. pall. med., 14 Kiemenvene, 15 Kiemenherz, 16 Anhänge der Vena pall. lat., 17 Anhänge der Venenschenkel, 18 Retractor superfic. branch. (vergl. Tafel 2 Fig. 1), 19 Herz, 20 Nierensack, 21 Aorta post., 22 Vorhof, 23 Nierenseptum, 24 wie 18, 25 Ausstrahlung des Manteladductors (10, Rest des Sept. pall. med.).

Fig. 2. Octopus vulgaris, jugendl. $^{9}/_{2}$ nat. Größe. 26 Kiemenmilz, 27 Adductor pall. stellaris, den Nervus pall. enthaltend, 28 Genitalöffnung, 29 Nierenpapille, 30 Oviduct.

Fig. 3. Octopus vulgaris, reifer Embryo. $^{25}/_{1}$ (vergl. Bd. 2 Tafel 30 Fig. 7). 31 Vena cava, 32 Gangl. stellat., 33 Kieme, 34 hintere Mantelhöhle, 35 Nierensack, 36 Retractor infundib., 37 Spalte, in die dorsale Mantelhöhle durchgebrochen, 38 Ansatz der Trichtertasche am Mantel.

Fig. 4. Tremoctopus violaceus, reifer Embryo. $^{25}/_{1}$ nat. Größe (vergl. Bd. 2 Tafel 31). 39 Riechorgan in der Mantelecke, 40 Kiemenblättchen, 41 Vertiefung für die Trichterecke, 42 wie 25, 43 Hinterende, 44 wie 10.

Fig. 5 u. 6. Embryonen von Argonauta argo (vergl. Bd. 2 Tafel 37). $^{40}/_{1}$ nat. Größe. Mantelhöhle von der Ventralseite und der Dorsalseite eröffnet. 45 Dottersack, 46 wie 27, d. h. Nervus pallialis zum Gangl. stellatum (32), 47 Mantelseptum, noch voll erhalten (!), 48 Tintenbeutel, 49 Trichterhafte, 50 DL-Arm, 51 Trichtertasche von innen, sie sitzt dorsal längs der Schnittlinie am Mantel an (54), 52 Rückwand des Rumpfes, durch die Ausdehnung der Mantelhöhle freiliegend, 53 Chromatophoren darauf, im Leben durchscheinend, 54 wie 51.







Tafel 11: Argonauta argo,

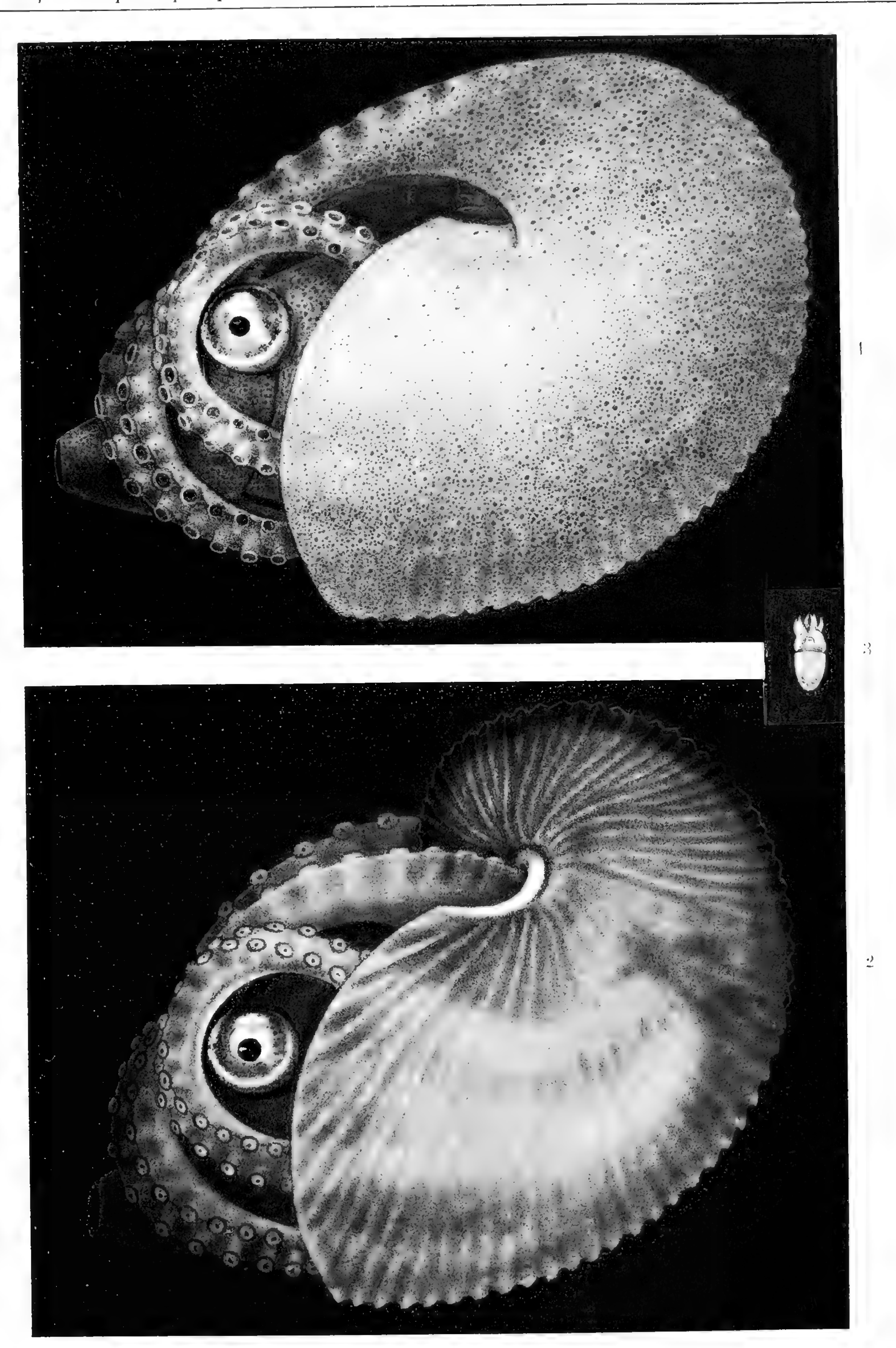
nach dem Leben, nat. Größe.

Fig. 1. Weibchen in typischer Schwimmhaltung mit eingehüllter Schale, bzw. ausgespannten Schalenarmen.

Fig. 2. Dasselbe mit eingezogenen Schalenarmen (nachdem dieselben mehrfach angestoßen worden waren).

Fig. 3. Männchen, reif, ebenfalls in nat. Größe, mit eingezogenem Hectocotylus (unter dem linken Auge).

Figur 1 u. 2 sind nach vielfältigem Beobachten, Skizzieren und Photographieren möglichst naturgetreu entworfen, um die immer noch in Lehr- und Handbüchern sich behauptenden Monstra endlich zu ersetzen.



A. Naef del.

Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin

J. B. Obernetter in Münc





Tafel 12: Saugnäpfe von Teuthoidea.

Fig. 1. Loligo vulgaris, Napf vom 3. Arm, Mitte, $^{14}/_{1}$.

Fig. 2. Ommatostrephes sagittatus, großer Keulennapf, $^{6}/_{1}$.

Fig. 3. Ancistroteuthis Lichtensteini, 3. Arm, Basis, $^{28}/_{1}$.

Fig. 4. Illex Coindeti, 3. Arm, prox. Teil, $^{11}/_{1}$.

Fig. 5. Ommatostrephes sagittatus, 3. Arm, $^{12}/_{1}$.

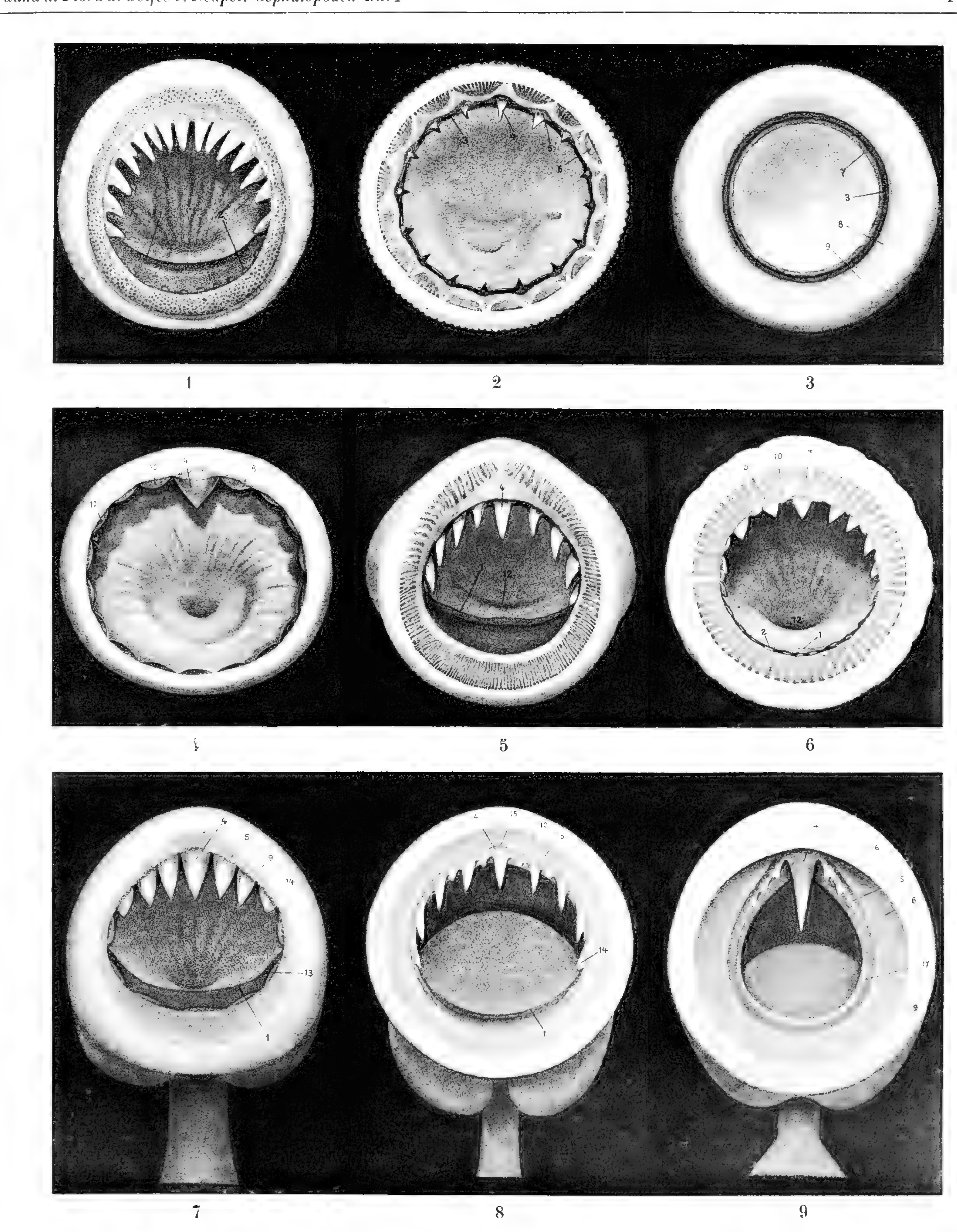
Fig. 6. Stenoteuthis Bartrami, kleiner proximaler Napf der Keule, $^{20}/_{1}$(?).

Fig. 7. Illex Coindeti, 3. Arm, Distalteil, $^{28}/_{1}$.

Fig. 8. Stenoteuthis Bartrami, 3. Arm, distal, $^{40}/_{1}$.

Fig. 9. Hypothet. Hakennapf, bei Gonatus Fabricii, wie ich nachträglich sehe, fast genau verwirklicht; man vergl. darüber Appellöf, Beitr. 1892 Tafel 3 Fig. 6.

1 (vergl. Tafel 13 Fig. 7) Stützkante, hinter den kleinen Zähnen (2), 3 Hornring, 4 Hauptzahn, 5 Verdickung des Hornrings am Grunde des Zahns, 6 Chitinornament des Haftrings, 7 Stützkante, ringsum reichend, 8 glatter Haftring, 9 Rand des Haftrings, 10 runder Nebenzahn, 11 ebenso, schwächer (8 verkümmerter Haftring), 12 Vertiefung des Saugpolsters, 13 wie 10, 14 eckiger Nebenzahn, 15 verstärkter Grund des Hauptzahns, 16 erhabener, über den Grund des Hauptzahns sich wegziehender Randring (Kapuze), 17 wie 3.



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*



Tafel 19: Natürliche Färbung kleiner Cephalopoden

und einiger Teile oder Produkte von solchen. (Die Fig. 7 stammt von Com. Merculiano, Fig. 1—5 führte der Stationszeichner V. Serino aus; die übrigen wurden von mir gezeichnet, von diesem ausgemalt und von mir selbst retouchiert.)

Fig. 1 u. 2 sind aus einem flottierenden Laich gezogene Larven von Ommatostrephiden. (Vergl. Bd. 2 Tafel 9—11!) Lebend gemalt, ca. $^{25}/_{1}$ nat. Gr.

» 3. Junge Alloteuthis spec., $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 4. Leuchtdrüsen von Rondeletiola minor ♂ (vergl. Tafel 8 Fig. 1), $^{1}/_{1}$ nat. Gr. (Mündungsgrübchen!)

» 5. Todaropsis Eblanae juv., lebend, in schwimmender Haltung, $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 6. Leuchtdrüsen von Sepiola ligulata ♂, $^{3}/_{1}$ nat. Gr.

» 7. Sepietta obscura, Mantelsitus, $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 8. Sepietta Oweniana, lebend und wohlbehalten, $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 9. Calliteuthis reversa juv., lebend, $^{3}/_{1}$ nat. Gr.

» 10. Heteroteuthis dispar juv., lebend, $^{2}/_{1}$ nat. Gr.

» 11. Sepiola ligulata, erwachsen, lebend, $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 12. Sepietta Oweniana, wie Fig. 8, aber sterbend od. tot, mißhandelt beim Fang.

» 13. Rondeletiola minor, lebend, wohlbehalten, $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 14. Sepiola affinis, lebend, wohlbehalten, $^{1}/_{1}$ nat. Gr.

» 15. Eier von Rondeletiola minor, $^{1}/_{1}$ nat. Gr., oben frisch abgelegt, unten fortgeschritten.

» 16. Leuchtdrüsen und Adnexe von Rondeletiola ♀. (Vergl. Tafel 8 Fig. 2 und diese Tafel Fig. 4.) Das linsenartige Organ liegt in der (gelbroten) accessor. Nidamentaldrüse eingebettet. Rechts dahinter die Bursa copulatrix. $^{4}/_{1}$ nat. Gr.

» 17. Derselbe Complex von Sepiola ligulata, $^{3}/_{1}$ nat. Gr. Die ohrförmigen Drüsen liegen vor den access. Drüsen.

» 18. Eier von Sepietta Oweniana, $^{1}/_{1}$ nat. Gr. wie Fig. 15.

(Material von Neapel.)

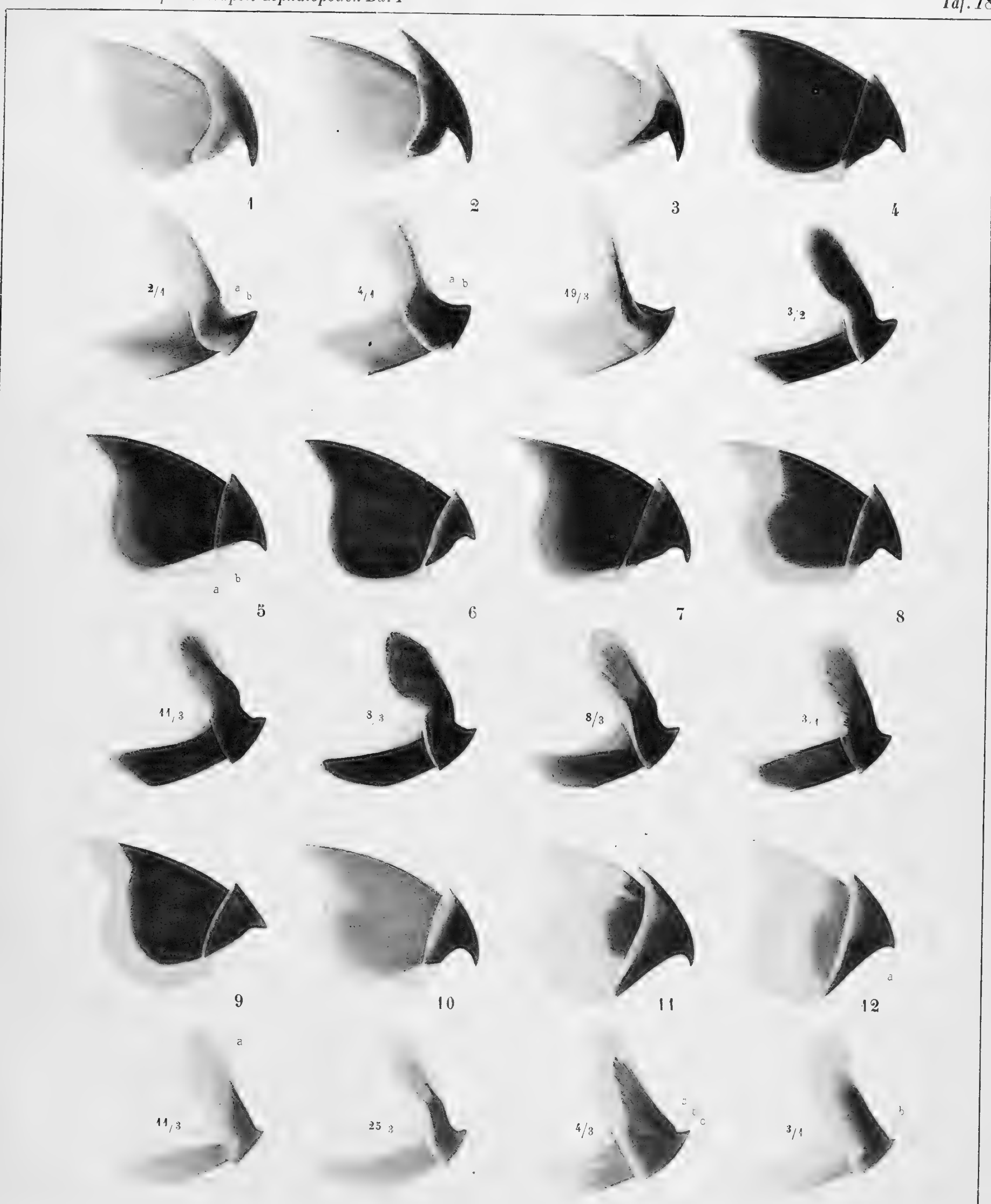






Tafel 18: Schnäbel von Sepioiden und Octopoden.

Fig. 1. Sepia officinalis, $^{2}/_{1}$ nat. Gr.
» 2. Rossia macrosoma, $^{4}/_{1}$ nat. Gr.
» 3. Sepietta Oweniana, $^{19}/_{3}$ nat. Gr.
» 4. Octopus vulgaris, $^{3}/_{2}$ nat. Gr.
» 5. Octopus vulgaris (juv.), $^{11}/_{3}$ nat. Gr.
» 6. Octopus macropus, $^{8}/_{3}$ nat. Gr.
» 7. Octopus Salutii, $^{8}/_{3}$ nat. Gr.
» 8. Eledone cirrosa, $^{3}/_{1}$ nat. Gr.
» 9. Eledone moschata, $^{11}/_{3}$ nat. Gr.
» 10. Octopus (»Scaeurgus«) unicirrus, $^{25}/_{8}$ nat. Gr.
» 11. Ocythoë tuberculata, $^{4}/_{3}$ nat. Gr.
» 12. Argonauta argo, $^{3}/_{1}$ nat. Gr.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedlander u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München





Tafel 17: Schnäbel von Teuthoiden

in Seitenansicht. Oberkiefer oben, Unterkiefer darunter. (Allg. Erklärung: Bd. 1 p. 99; Erklärung für Fig. 6 folgt hier: a Grenze zwischen stark dunklem, chitinisiertem und weichem Teil, b Zusammentreffen von Innen- und Außenplatte, c und d Seitenzähne, e Seitenrippe, f Mittelrippe. Danach identifiziere man die Teile der anderen Figuren, in denen die Bedeutung der Buchstaben wechselt; dieselben sollen nur auf charakteristische Einzelheiten hinweisen.)

Fig. 1. Loligo vulgaris, $^{3}/_{1}$ nat. Gr.
» 2. Alloteuthis media, $^{20}/_{3}$ nat. Gr.
» 3. Loligo Forbesi, $^{4}/_{3}$ nat. Gr.
» 4. Ancistroteuthis Lichtensteini, $^{3}/_{1}$ nat. Gr.
» 5. Onychoteuthis Banksi, $^{8}/_{3}$ nat. Gr.
» 6. Histioteuthis Bonelliana, $^{20}/_{3}$ nat. Gr.
» 7. Chiroteuthis Veranyi, $^{4}/_{3}$ nat. Gr.
» 8. Illex Coindeti, $^{8}/_{3}$ nat. Gr.
» 9. Todaropsis Eblanae, $^{7}/_{3}$ nat. Gr.
» 10. Ommatostrephes sagittatus, $^{5}/_{3}$ nat. Gr.
» 11. Stenoteuthis Bartrami, $^{2}/_{1}$ nat. Gr.
» 12. Thysanoteuthis rhombus, $^{8}/_{3}$ nat. Gr



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München

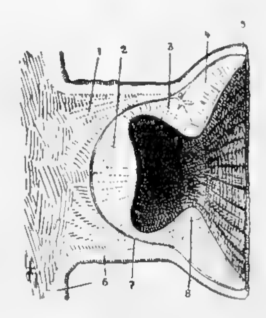


Tafel 15: Saugnäpfe der Octopoden und Sepioiden
zum Vergleich mit den Teuthoiden.

Fig. 1. Octopus vulgaris, einer der beim ♂ vergrößerten Näpfe, $^8/_3$ nat. Größe. Halbschnitt. (Vergl. Bd. 1 p. 98, Textfig.) Zur Erklärung dient untenstehende Textfigur.

Fig. 2. Derselbe Napf von der Mündung. 1 Randring, 2 Rand des Haftrings.

Fig. 3. Octopus tetracirrus, Näpfchen vom Ende eines Armes, $^{35}/_1$ nat. Größe. 1 Papille des Innenrandes, 2 Papille des Randrings.



1 Muskulatur im Gallertgewebe des Saugnapfträgers, 2 Saugpolster (Boden), 3 Seitenwand, 4 Muskulatur des Haftrings, 5 Randring, 6 Haut, 7 Begrenzung d. eigentlichen (muskulösen) Napfes.

Fig. 4. Sepia officinalis, 3. Arm, Mitte, $^{29}/_1$ nat. Größe. 1 dichtstehende, oft verbundene »Schneidezähne« des Distalrandes, 2 Hornring, 3 Haftring mit Chitinpapillen.

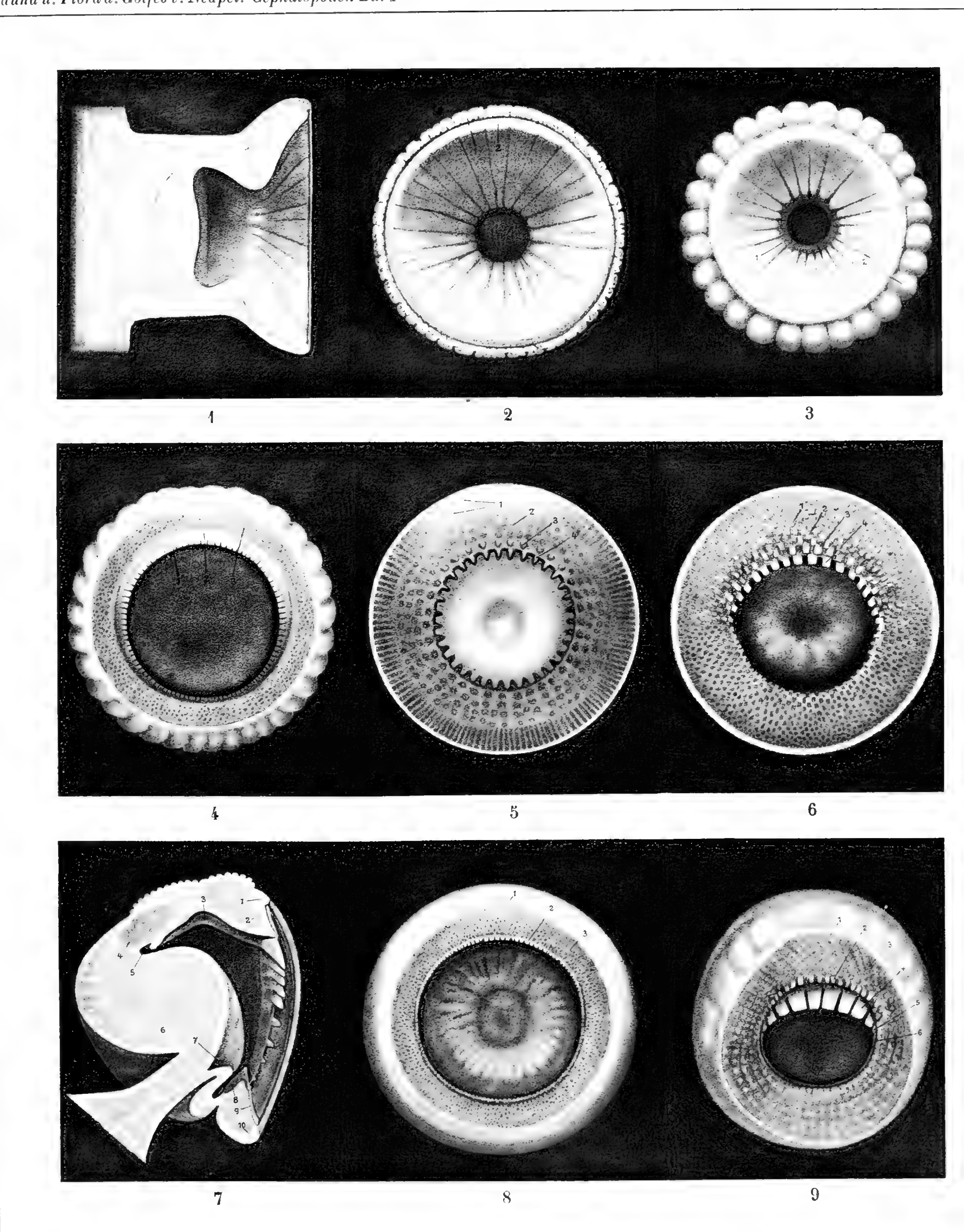
Fig. 5. Sepiola robusta, großer Keulennapf, $^{200}/_1$. 1 Chitinstreifen, 2, 3 Papillen des Haftringes, die in die eigentlichen Zähne (4) übergehen.

Fig. 6. Sepia officinalis, Ende der Keule, $^{120}/_1$ nat. Größe. 1—4 Übergang der Papillen zu den Zähnen.

Fig. 7. Medianschnitt durch einen Napf von Loligo vulgaris (Tafel 12 Fig. 1). Das ist ein typischer Decapoden- (Teuthoiden-)napf. 1 Randring, 2 Chitinüberzug des Haftrings, 3 Hornring zur Stützung der Seitenwand, distaler Teil, 4 Ringmuskel, 5 tiefste Stelle der Saugkammer, 6 Grube im Saugpolster für den Stielansatz, 7 Grube im Saugpolster, dem Stielansatz gegenüber, 8 wie 3, aber proximaler Teil, 9 wie 2, 10 wie 1.

Fig. 8. Sepia officinalis, großer Keulennapf, $^{14}/_1$ nat. Größe. 1 Rand des Haftrings, 2 Zähne, 3 Haftring.

Fig. 9. Sepia officinalis, jugendlich, Armspitze, $^{112}/_1$ nat. Größe. 4 großer, 5 kleiner, 6 verkümmerter Zahn. Man beachte die Skulptur der Außenseite!


1
2
3
4
5
6
7
8
9

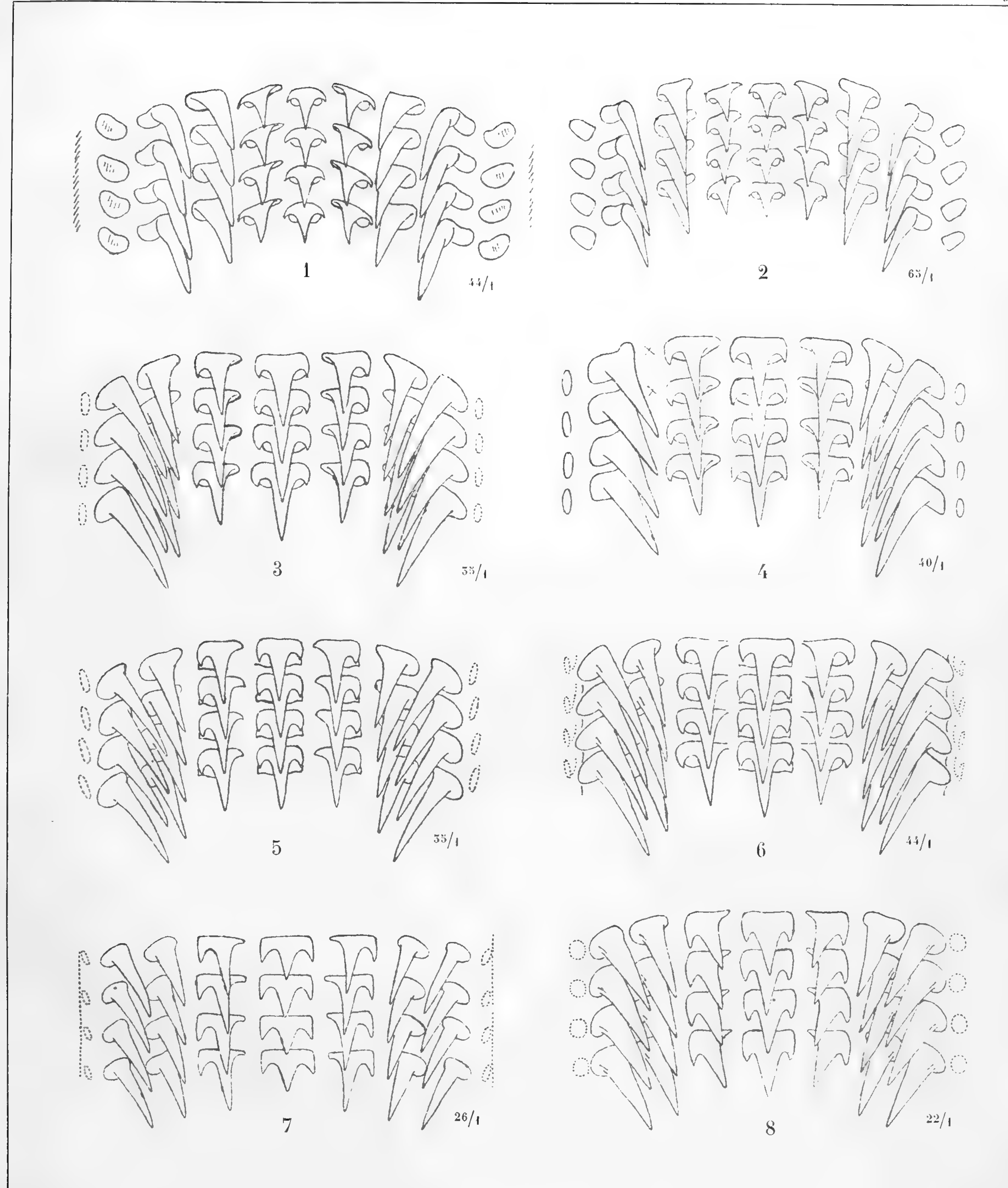




Tafel 14: Radulae von Teuthoiden.

Fig. 1. Loligo vulgaris, $^{44}/_{1}$ nat. Gr.
» 2. Alloteuthis media, $^{65}/_{1}$ nat. Gr.
» 3. Illex Coindeti, $^{35}/_{1}$ nat. Gr.
» 4. Illex Coindeti, abnorm $^{40}/_{1}$ nat. Gr. Die inneren Bürstenzähne links (××) fehlen!
» 5. Todaropsis Eblanae, $^{35}/_{1}$ nat. Gr.
» 6. Ommatostrephes sagittatus, $^{44}/_{1}$ nat. Gr.
» 7. Stenoteuthis Bartrami, $^{26}/_{1}$ nat. Gr.
» 8. Thysanoteuthis rhombus, $^{22}/_{1}$ nat. Gr.

Solche Präparate (vergl. Bd. 1 p. 67, 100!) erhält man durch sorgfältiges Ausbreiten frischer Radulaplatten auf dem Objektträger und langsames Antrocknen. Die meisten der bisher gegebenen Bilder stellen mißhandelte Objekte dar. So auch bei Iatta (1896). Gute findet man z. B. bei Targioni-Tozzetti (1869, Tafel 6).


1
44/1
2
65/1
3
35/1
4
40/1
5
35/1
6
44/1
7
26/1
8
22/1

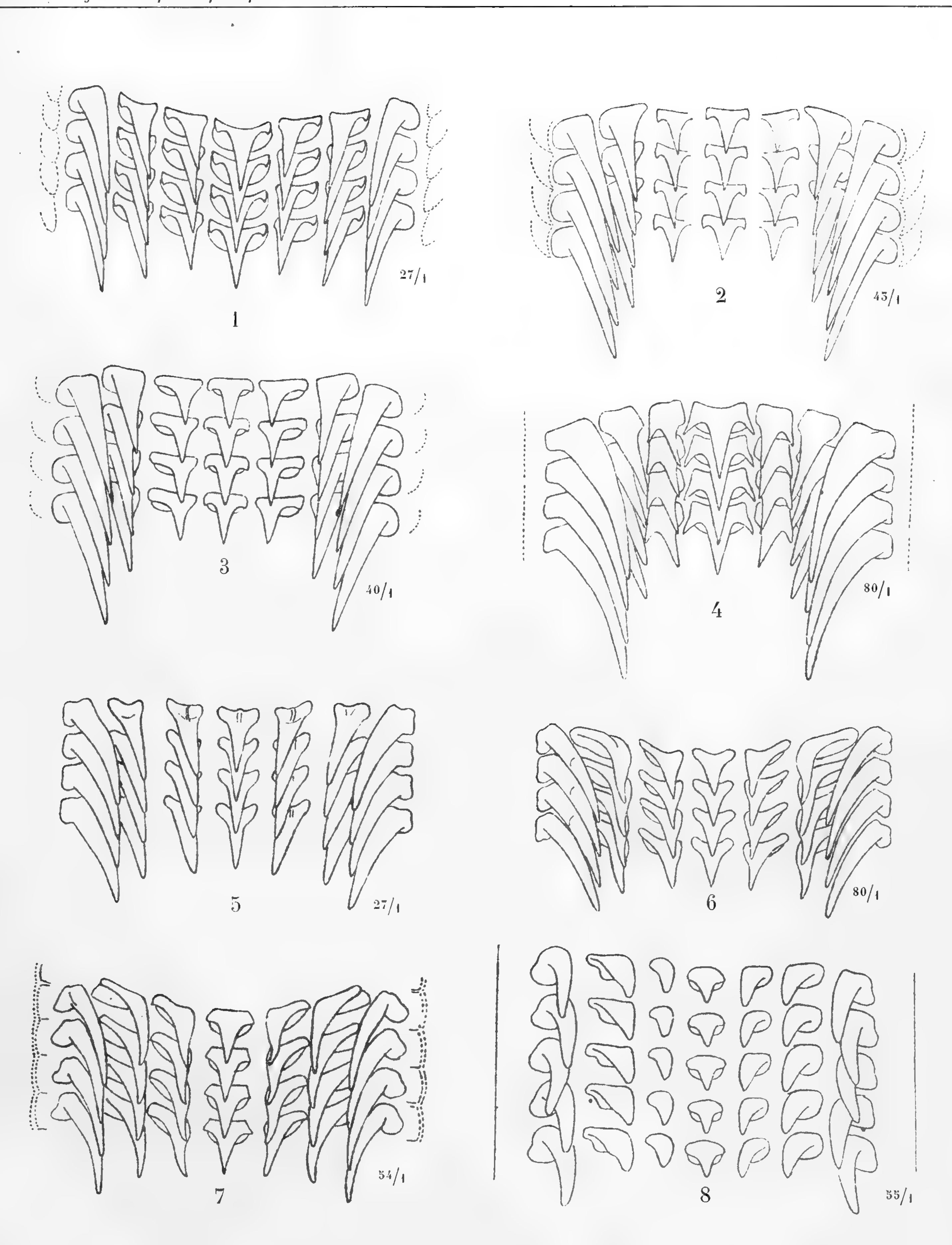




Tafel 15: Radulae von Teuthoiden (1—4) und Sepioiden (5—8).

Fig. 1. Histioteuthis Bonelliana, $^{27}/_{1}$ nat. Gr.
» 2. Ancistroteuthis Lichtensteini, $^{43}/_{1}$ nat. Gr.
» 3. Onychoteuthis Banksi, $^{40}/_{1}$ nat. Gr.
» 4. Chiroteuthis Veranyi, $^{80}/_{1}$ nat. Gr.
» 5. Sepia officinalis, $^{27}/_{1}$ nat. Gr.
» 6. Sepietta Oweniana, $^{81}/_{1}$ nat. Gr.
» 7. Rossia macrosoma, $^{54}/_{1}$ nat. Gr.
» 8. Sepia Orbignyana, $^{55}/_{1}$ nat. Gr.

Man beachte, daß bei den Sepioiden alle Zähne einspitzig werden, was bei den Teuthoiden nur die Enoploteuthiden zeigen. Die Marginalplättchen verkümmern völlig.


27/1
1
2
45/1
3
40/1
4
80/1
5
27/1
6
80/1
7
54/1
8
55/1



Tafel 16: Radulae von Nautilus und Octopoden.

Fig. 1. Nautilus Pompilius, verbrauchtes Stück, $^{11}/_{1}$ nat. Gr.

» 2. Nautilus Pompilius, rechte Hälfte, nach Ablösung der Zähne, um deren Stellung zu zeigen.

» 3. Nautilus Pompilius, unverbrauchtes Stück.

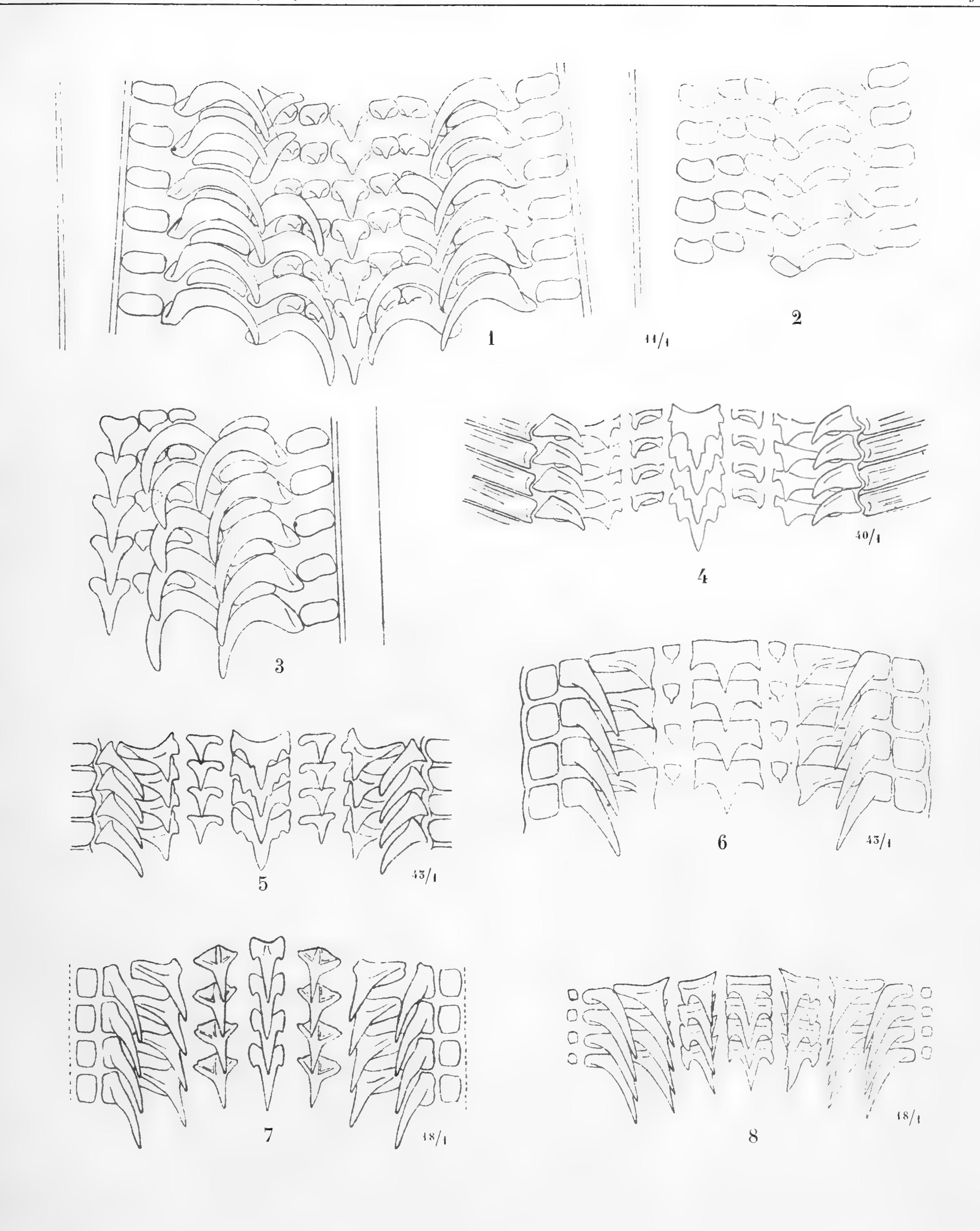
» 4. Eledone moschata, $^{40}/_{1}$ nat. Gr.

» 5. Octopus vulgaris, $^{48}/_{1}$ nat. Gr.

» 6. Tremoctopus violaceus, $^{43}/_{1}$ nat. Gr.

» 7. Argonauta argo, $^{18}/_{1}$ nat. Gr.

» 8. Ocythoë tuberculata, $^{18}/_{1}$ nat. Gr.


1
11/1
2
3
4
40/1
5
43/1
6
43/1
7
18/1
8
18/1



NAEF · CEPHALOPODEN

TAFELN ZUM
2. BAND

(ENTWICKLUNGSGESCHICHTE)

Diese Tafeln bedeuten den Versuch, eine Reihe von Ontogenesen bildmäßig vorstellbar zu machen und der Grundanschauung, *die systematische Morphologie habe es wesentlich mit dem Vergleich von Ontogenesen zu tun,* zur Geltung und Anwendung zu verhelfen. Für die Kritik des sogenannten biogenetischen Grundgesetzes bieten sie ein sorgfältig gesichtetes Material, dessen Verwertung teils im Text, teils in späteren theoretisch-methodologischen Abhandlungen erfolgen soll.



Tafel 1: Furchung und Keimblätterbildung bei Loligo vulgaris. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.

Eier vom animalen (hinteren) Pol aus gesehen. Das Bildungsplasma ist durch Behandlung mit Chromessigsäure hell-, der Dotter braun-gelb gefärbt und dadurch eine Differenzierung des Bildes erreicht.

Fig. 1. Zweizellenstadium, 6 Std. nach Ablage des Laichs, auf die zunächst die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge folgen (vergl. Tafel 24). u Dotter; y erste Furche, auf der Dotteroberfläche (y) auslaufend; w Strahl von Bildungsplasma (sehr dünn!); x Körper der linksseitigen Blastomere; z durchscheinender Kern.

Fig. 2. Vierzellenstadium (7 Std.). x wie v; y zentrale Lücke.

Fig. 3. Achtzellenstadium (8 Std.). A—D die linksseitigen Octanten; stereotype Bezeichnung dafür!

Fig. 4. 16 Zellen (10 Std.); x die von A, y die von D abgeschnürte Mikromere. Der Octant D erscheint dunkler (plasma-ärmer).

Fig. 5. 32 Zellen (12 Std.). x von B, y von C, z von D herrührende neue Mikromeren.

Fig. 6. 64 Zellen (14 Std.). Die auf dem Dotter auslaufenden Furchen (x) verbreitern, die Ausstrahlungen der Makromeren (y) verschmälern sich; die von D herrührenden Mikromeren bilden eine auch durch die folgenden Stadien zu verfolgende, ausgezeichnete Zellenplatte (z), das „Mittelfeld" der Keimscheibe, aus der das Schalenepithel hervorgeht. Mit dem Dibranchiatencharakter hängt die Schwäche der Octomeren D zusammen, die gemeinsam den gleichbenannten Tetrameren andrer Mollusken grosso modo entsprechen. (Ähnliches gilt für A!)

Fig. 7. Etwa 170-Zellenstadium (17 Std.), einer Blastula vergleichbar. y „Mittelband", eine Doppelreihe von D herrührender Blastomeren; w Plasmastrahlen derselben. Stadium I*

Fig. 8. Etwa 700-Zellenstadium (24 Std.). Übergang zur modifizierten Gastrula (vergl. Text!). v Makromeren, die einerseits auf die Strahlen hinauswandern, anderseits in Wucherung begriffen sind. Dadurch entsteht weiterhin das Stadium der

Fig. 9. Über 1000 Zellen (27 Std.). Die Keimscheibe hat sich durch einen zwischen Delamination und Epibolie stehenden Vorgang in drei Elemente gesondert: 1. Das Ectoderm, eine kreisförmige, scharfbegrenzte Zellschicht. 2. Das Ento-Mesoderm, eine aus jederseits (etwa) acht Portionen bestehende, unregelmäßige Zellenmasse, die sich unter den Rand des Ectoderms (Blastoporus) geschoben hat. (Über ihre morphologische Analyse vergl. man den Text.) 3. Die Dotterzellen, strahlenförmig angeordnet.

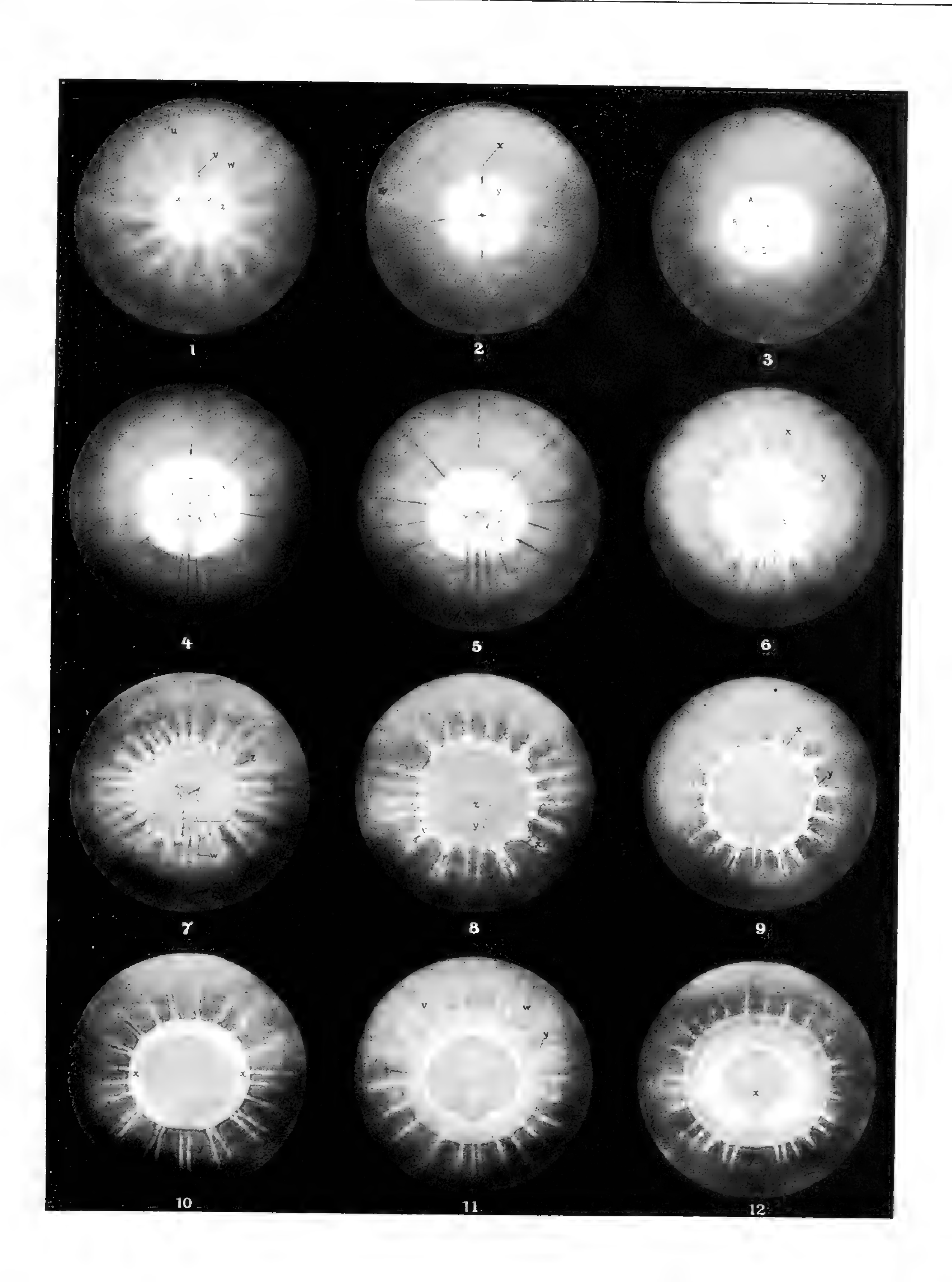
Fig. 10. Stadium II (32 Std.). Der Ento-Mesodermring (x—x) erscheint geschlossen mit Ausnahme einer ventral gelegenen Lücke, die der Lage der Octomeren D entspricht. Diese sind also an der Bildung des unteren Keimblattes unbeteiligt und auch an den beiden parallelen Strahlen (y) auf dem Dotter zu erkennen.

Fig. 11. Stadium II—III (36 Std.). Auch in der Ventrallücke (y) tritt, von den Seiten her, Entomesoderm auf. Der Rand des Ectoderms (w) schiebt sich vor, über die (y) rechts wegrückend, sodaß die Basen der Strahlen zugedeckt werden und durch die dünne Randpartie der Keimscheibe (v) durchscheinen. Die Masse des Entomesodermrings rückt centralwärts (z), sodaß die dunkle Centrallücke sich fortschreitend verkleinert.

Fig. 12. Stadium III (40 Std.). Dieser Prozeß ist in voller Entwicklung. Dabei werden die Dotterstrahlen selber eingezogen und verschwinden schließlich (Tafel 2) unter der Keimscheibe; zunächst die von den Octomeren D stammenden Zellen (y).

---

* Wir numerieren die Stadien vom Abschluß der einschichtigen Keimscheibe ab bis zum Ausschlüpfen mit latein. Zahlen I—XX, die, von mehr oder weniger leicht wegzudenkenden Heterochronien abgesehen, die „homologen Stadien" der einzelnen Ontogenesen bezeichnen.



. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München



Tafel 2: Weitere Differenzierung und Auffaltung der Keimscheibe von Loligo vulgaris. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.

Die helldunkle Gliederung rührt zunächst, wie auf Tafel 1, von der Hellfärbung des Bildungsplasmas, insbesondere des Mesoderms, her; später erheben sich die Mesodermanhäufungen als Organanlagen plastisch über das Niveau der anderen Teile.

Fig. 1. Stadium III (45 Std., schlechte Wiedergabe!). Der Entomesodermring ist breiter und zeigt ventral noch als Einbuchtung (hb) die einstige Ventrallücke (bis Fig. 4).

Fig. 2. Stadium IV (3 Tage alt).

Fig. 3. Stadium V (4 Tage alt). Vom Dotter ist nur noch eine schmale Zone zu sehen, da ihn die Keimscheibe mützenartig umwächst. Die Stelle des Afters (an) tritt als Anhäufung von Entodermzellen im Bilde hervor. Embryonalkörper und Dotterhülle (dh) sind scharf geschieden.

Fig. 4. Stadium VI (5 Tage alt). Nebelförmige Organanlagen werden sichtbar und verstärken sich im

Fig. 5. Stadium VII (6 Tage alt), wo sie sich zu erheben beginnen, um im

Fig. 6. Stadium VIII (6 $^{1}/_{2}$ Tage alt) deutliche Falten zu erzeugen.

Fig. 7. Stadium VIII—IX (6 $^{3}/_{4}$ Tage alt).

Fig. 8. Stadium IX (7 Tage alt).

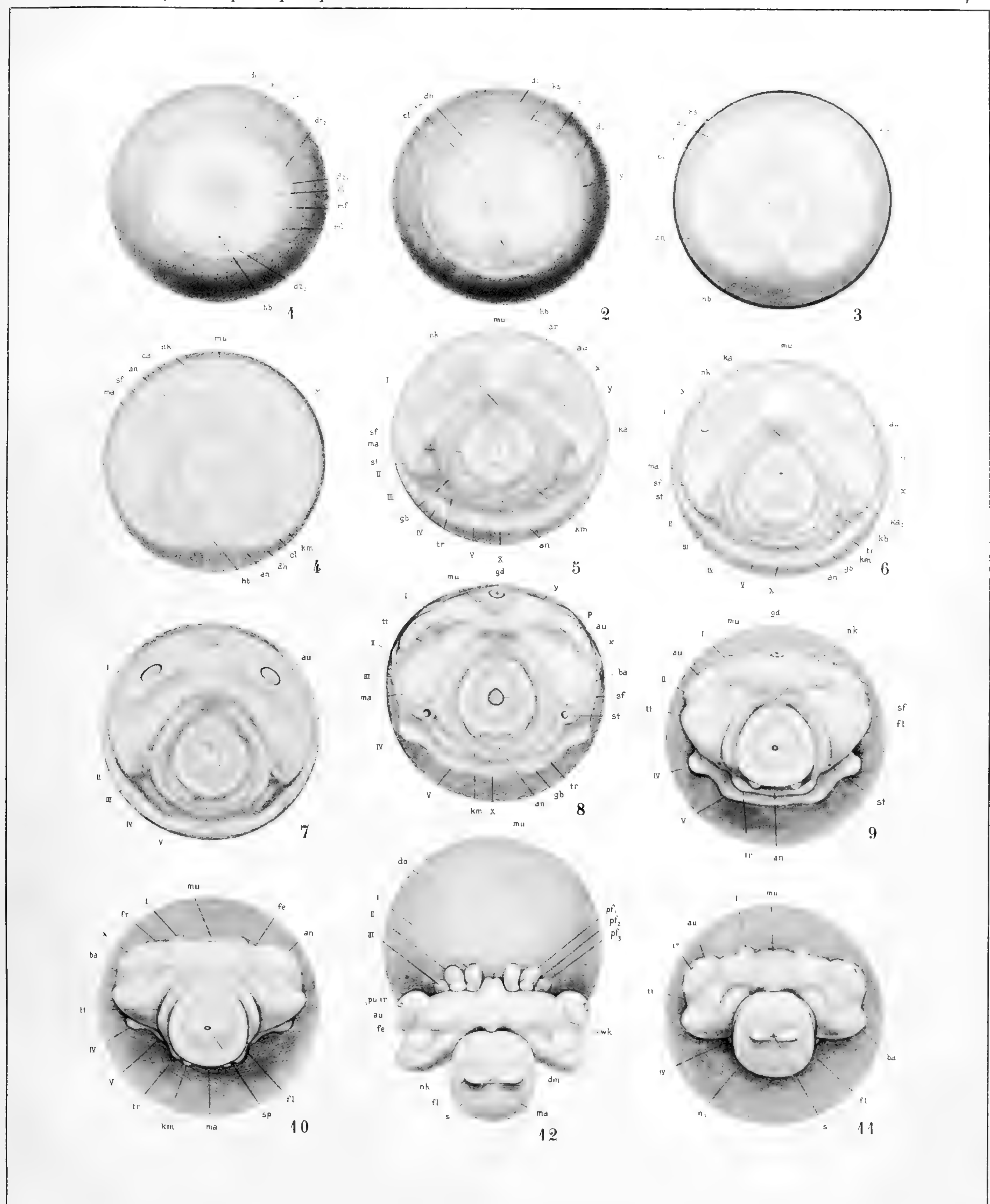
Fig. 9. Stadium IX—X (7 $^{1}/_{2}$ Tage alt).

Fig. 10. Stadium X (8 Tage alt).

Fig. 11. Stadium X—XI (8 $^{1}/_{2}$ Tage alt).

Fig. 12. Stadium XI (9 Tage alt).

Man beachte die relativ späte Entwicklung der Trichterrohranlage (tr) (im Vergleich mit Trichtertaschen (tt) und Armen), die Beziehung der Flossenanlagen (fl) zur Schalenfalte, das Auftreten der Armpfeileranlagen (pf 1—3).





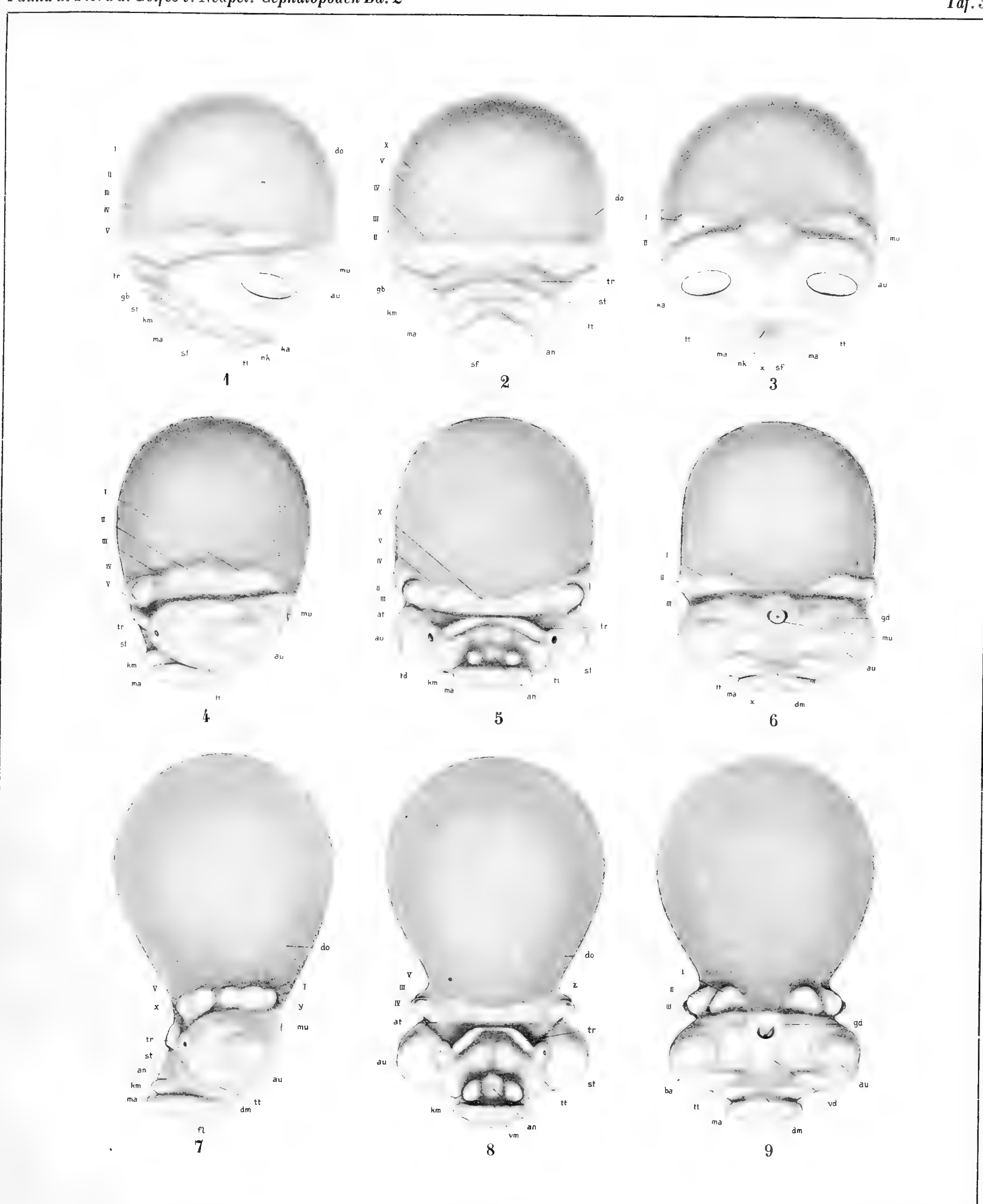
Tafel 3: Auffaltungsstadien von Loligo vulgaris.

$^{30}/_{1}$ nat. Gr., in lateraler, ventraler und dorsaler Ansicht.

Fig. 1—3. Stadium VIII. (Vergl. Tafel 2, Fig. 6.) $6^{1}/_{2}$ Tage alt.

Fig. 4—6. Stadium IX. (Vergl. Tafel 2, Fig. 8.) 7 Tage alt.

Fig. 7—9. Stadium X. (Vergl. Tafel 2, Fig. 10.) 8 Tage alt.



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*



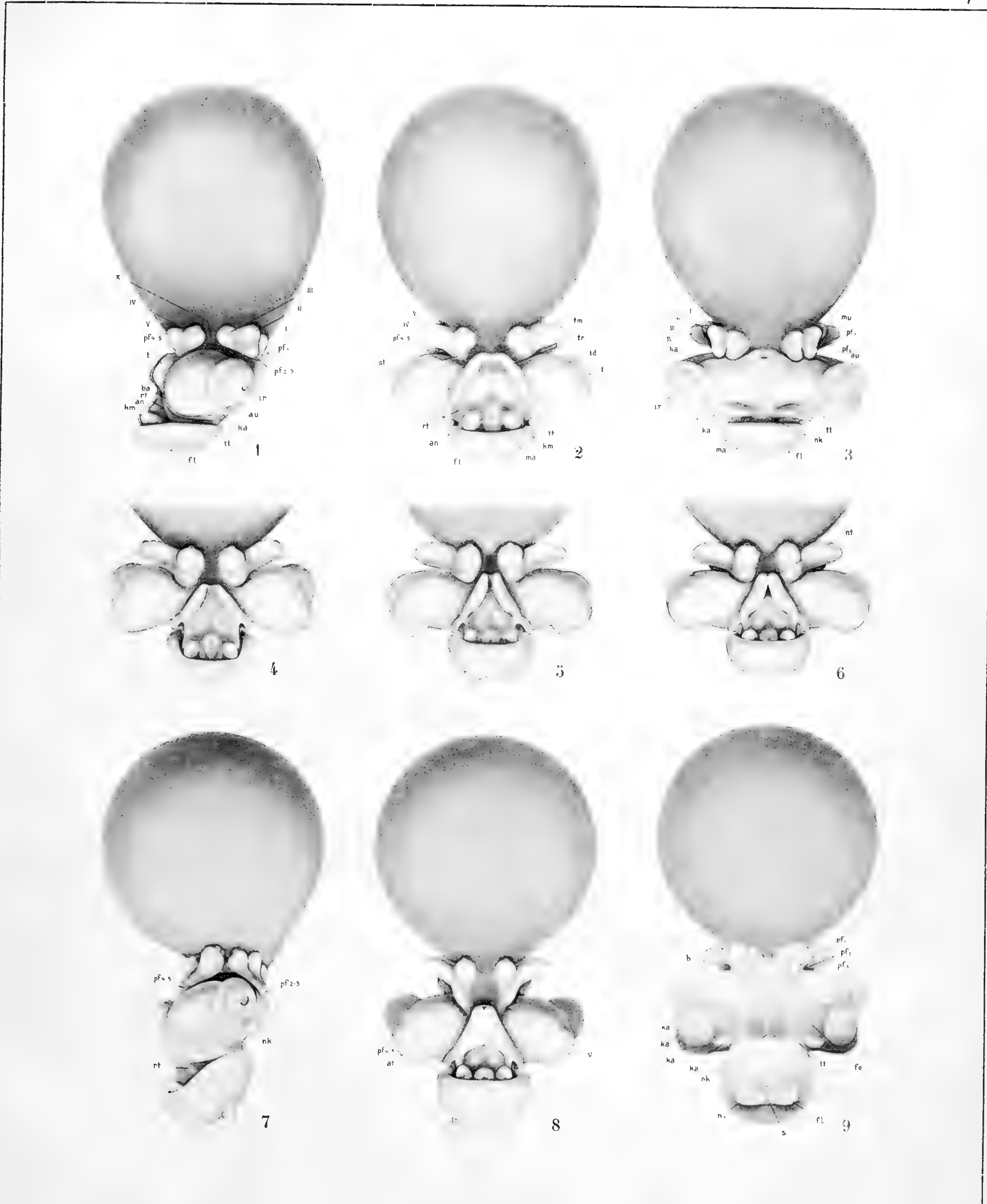
Tafel 4: Primäre Gestaltung des Cephalopodenkörpers bei Loligo vulgaris. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 1—3. Stadium XI. (Vergl. Tafel 2 Fig. 12.) 9 Tage alt.

Fig. 4—6. Stadium XI—XII. 9—9 $^{1}/_{2}$ Tage alt.

Fig. 7—9. Stadium XII. 10 Tage alt.

Man achte auf die Überfaltung der Mantelorgane, die Bildung des Trichters, das Rückwärtswachsen der Armpfeiler, das Versinken des Mundes zwischen den Dorsalarmen.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München





Tafel 5: Ausgestaltung und Umlagerung der Kopforgane bei Loligo vulgaris. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 1 u. 2. Stadium XIII (11 Tage alt). Man erkennt die Rückverschiebung der Armpfeiler, die den Augen die dorsale (dk) und ventrale (vk) Augenkante zuwenden.

Fig. 3 u. 4. Stadium XIV (12 Tage alt). Fortschreiten des Vorgangs.

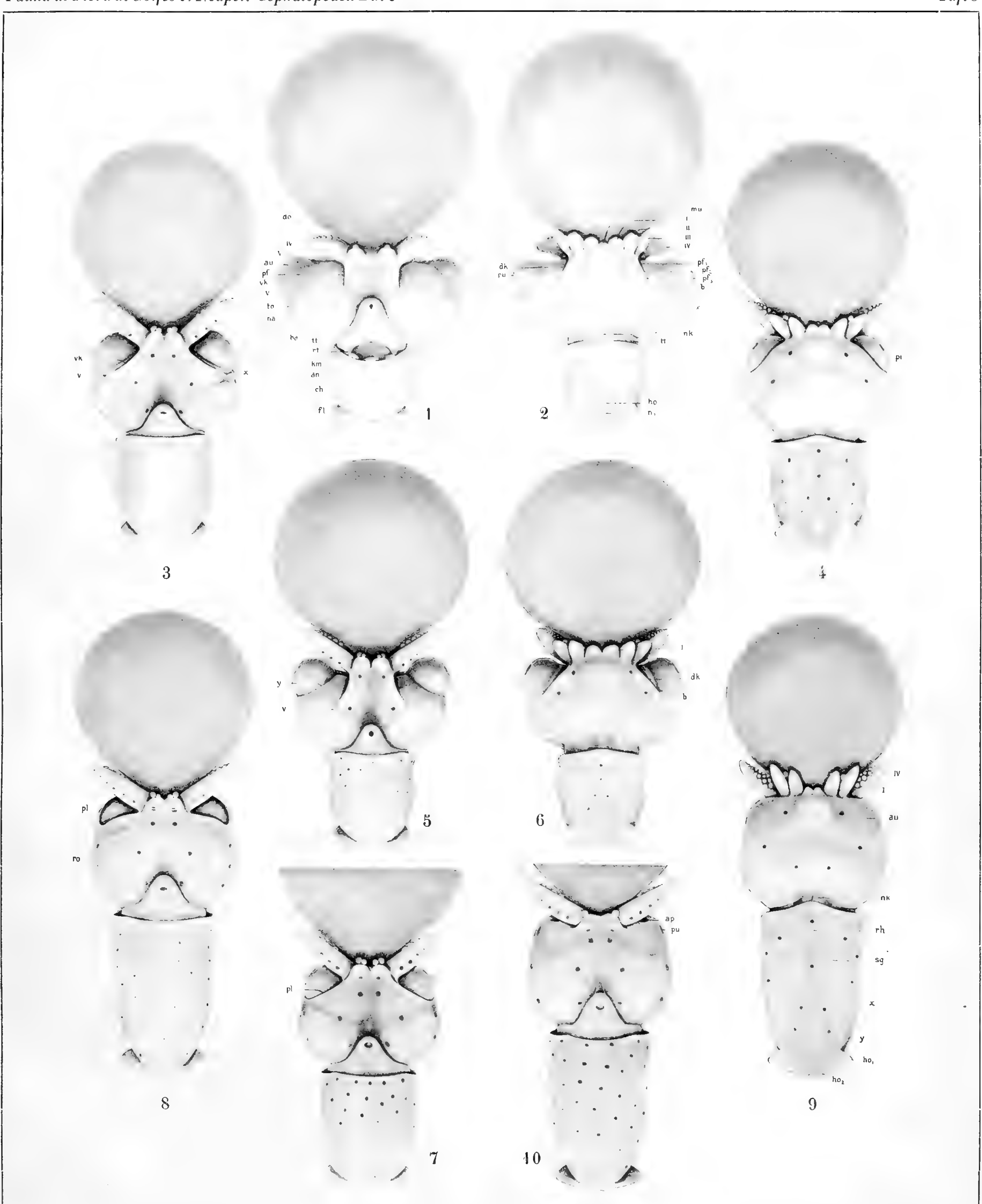
Fig. 5 u. 6. Stadium XV (13 Tage alt). Fortschreiten des Vorgangs.

Fig. 7. Stadium XVI (14 Tage alt). Schluß der primären Lidfalte.

Fig. 8 u. 9. Stadium XVII (15 Tage alt). Das Primärlid zieht sich über dem Auge zusammen.

Fig. 10. Stadium XVII—XVIII ($15\,^1/_2$ Tage alt). Die Kontraktion wird definitiv.

Der Mund verschwindet völlig zwischen den Dorsalarmen (Fig. 2 u. 4). Der Gladius scheint bei Fig. 9 durch und läßt bereits die typische Teuthoidenform erkennen.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München





Tafel 6: Entwicklung der Seitenansicht

bei Loligo vulgaris. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.

Man beachte speziell den Aufbau des primären Augenlids aus vier Teilen: der dorsalen und ventralen Augenkante (Fig. 4: dk und vk), dem vordern (Fig. 2: x) und hintern (Fig. 7: v—d) »Bindestück«. Letztere liefern hier nur unbedeutende Teile der Ringfalte. Vergl. aber die Sepioidea (Tafel 16 Fig. 5: hb und Tafel 23 Fig. 5: hb; Fig. 2: vb).

Fig. 1. Stadium X (8 Tage alt).

Fig. 2. Stadium XI (9 Tage alt).

Fig. 3. Stadium XII (10 Tage alt).

Fig. 4. Stadium XIII (11 Tage alt).

Fig. 5. Stadium XIV (12 Tage alt).

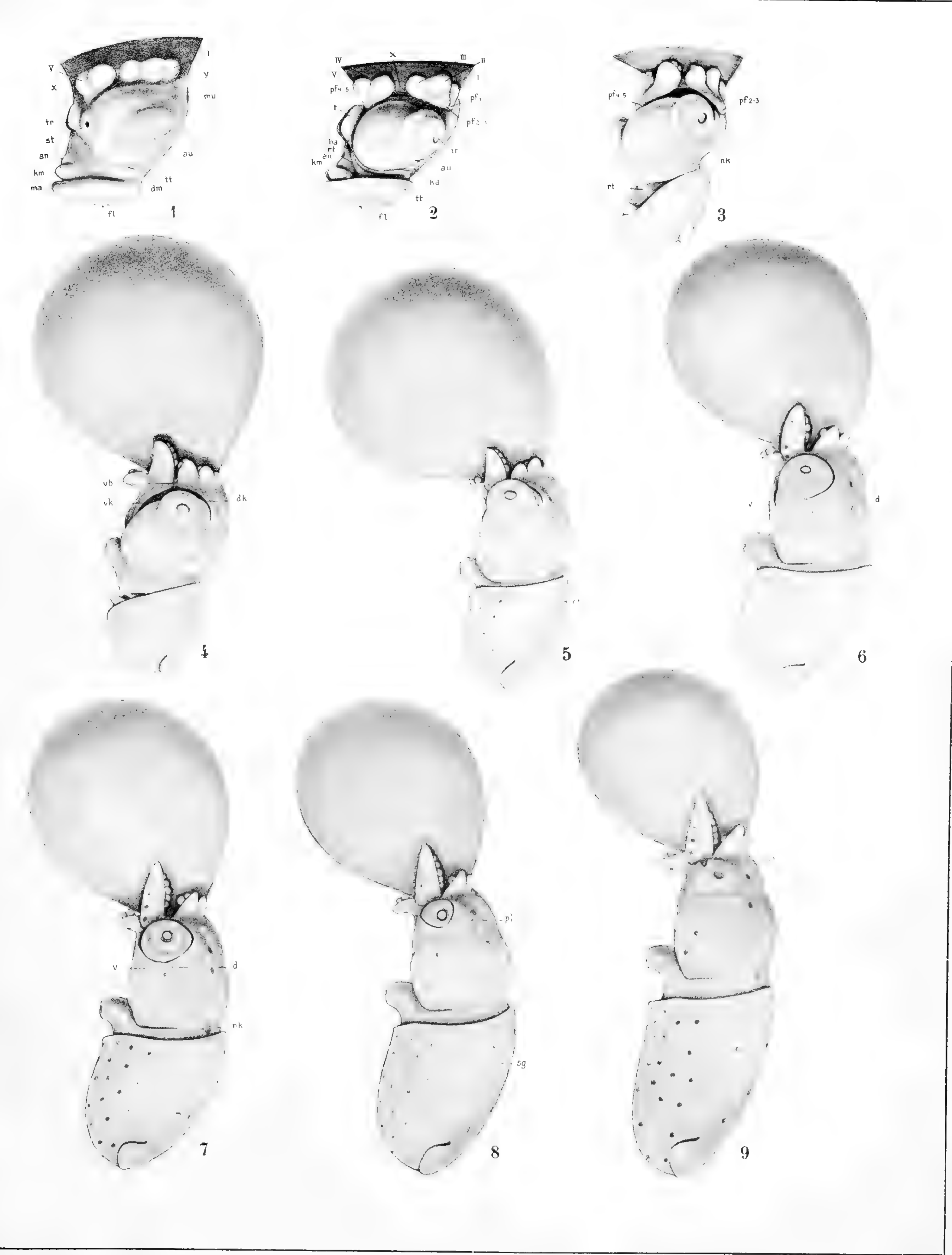
Fig. 6. Stadium XV (13 Tage alt).

Fig. 7. Stadium XVI (14 Tage alt).

Fig. 8. Stadium XVII (15 Tage alt).

Fig. 9. Stadium XVIII (16 Tage alt).

Im Stadium XVII—XVIII kann das Primärlid noch leicht geöffnet und geschlossen werden, später bleibt es geschlossen und wächst bis auf einen engen Porus zu (Tafel 7 Fig. 1).



Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München



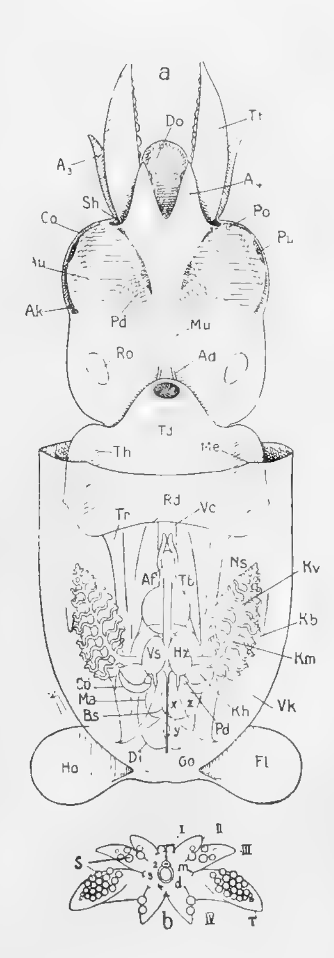


Tafel 7: Der reife Embryo von Loligo vulgaris

beim Ausschlüpfen, etwa 21 Tage alt.

Fig. 1—3. Drei Ansichten. $^{24}/_{1}$ nat. Gr.

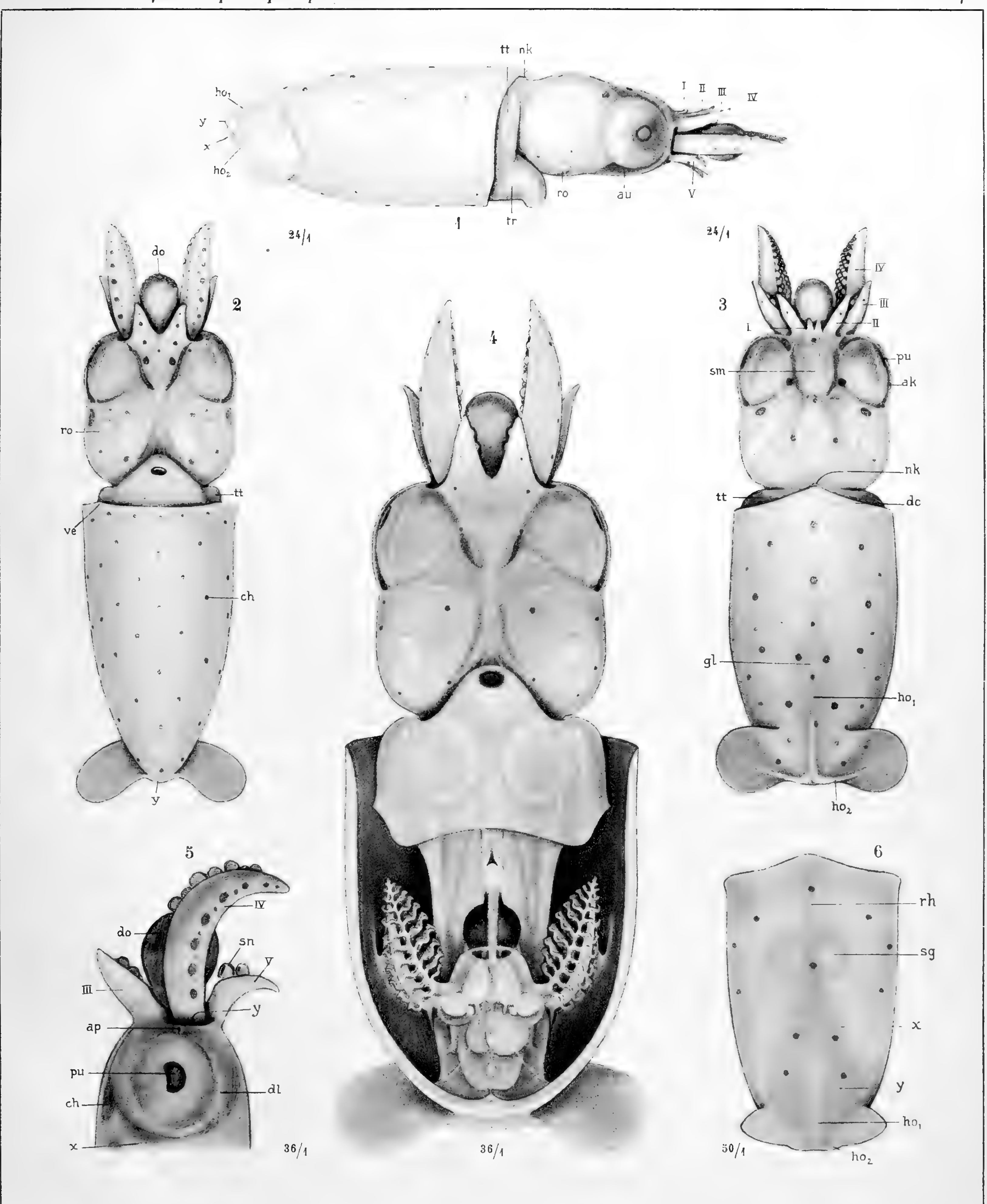
Fig. 4. Derselbe mit z. T. weggeschnittenem Mantel. Zur Erläuterung dient untenstehende Textfigur.



a) Frisch aus dem Ei geschlüpfter Loligo vulgaris. $^{18}/_{1}$ nat. Gr. Nach dem lebenden Tierchen, das völlig durchsichtig ist, entworfen und nach dem conservierten ausgeführt. b) Armkrone eines älteren Embryos, kurz vor dem Ausschlüpfen, nachdem der bei d ansitzende Dottersack entfernt ist. Über der Wundstelle (d) liegt der Mund (m). Die Näpfe (s) sind erst in geringer Zahl angelegt und fehlen auf den dorsalen Armen noch völlig; die Buccalzipfel (1—4) sind kaum angelegt als kleine flache Papillen. I—IV Arme, v Tentakel. An der Hauptfigur kann man feststellen: den kleinen Dottersackrest (Do) zwischen den Armen; die kleinen stummelartigen spitz auslaufenden Arme (A_3—A_4), aus denen die Tentakel (Tt) hervorragen; die Schirmhautfalte (Sh) zwischen dem 4. und 3. Arm, die so die noch sehr wenig tiefe Tentakeltasche umgrenzt; die Augäpfel (Au) in der geschlossenen Augenhöhle (Ak) (schraffiert), deren Porus (Po), die Cornea (Co); die Riechtuberkel (Ro) als flache ovale Erhebungen auf der Ventralseite des Kopfes; die Trichteradductoren (Ad); den Trichterapparat mit den kaum angedeuteten Trichterhaften (Th) (schraffiert) und den durchscheinenden (punktierten) ventralen Teilen der Trichterdrüse (Td); die Analpapille (Af); davor Hohlvene (Ve), Enddarm und Tintenbeutel (Tb); die Trichterretractoren (Tr); die Kiemen, mit den alternativ angeordneten, gewellten Kiemenblättchen, der Kiemenmilz (Km) als solidem Strang in der Achse, den Kiemenbändern (Kb), die erst den proximalen Teil des Organs erfassen; die Kiemenherzen (Kh) mit ihren Anhängen (Pd) und die sackartigen Venenschenkel (Vs), die von hinten (wie kleine Aussackungen) die Venae pall. post. (z) aufnehmen; die Aorta post. (x) und ihre Teilung in die Art. pall. med. und post. (y); die rundlichen, seitlich weit abstehenden Flossen (Fl), durch die die seitlichen Äste des Hoyleschen Organs (Ho) durchschimmern (punktiert). Go Gonadenanlage, Di Innerer Dottersack, Bs Blinddarm, Ma Magen, Cö Cölomtasche für das Kiemenherz, Vk Herzvorhof, Hz Herzkammer, Kv Kiemenvene, Ns Nierensack, Rd Hinterrand des Trichterrohrs, Me ventrale Mantelrandecke, Mu oberflächlicher gerader Kopfmuskel, Pd Stielteil des Auges in der Augenkammer (Ak).

Fig. 5. Kopf zu Fig. 1. $^{36}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 6. Mantelsack des Stadiums XVII, um die typische Form und Einfügung des Gladius zu zeigen, der beim reifen Embryo weniger deutlich zu erkennen ist. $^{30}/_{1}$ nat. Gr.



tt
nk
ho1
y
x
ho2
I
II
III
IV
ro
au
V
1
tr
24/1
24/1
do
2
3
4
IV
III
II
I
pu
sm
ak
ro
tt
nk
tt
dc
ve
ch
gl
ho1
y
ho2
5
6
IV
do
sn
V
III
y
ap
pu
dl
ch
x
rh
sg
x
y
ho1
ho2
36/1
36/1
50/1



Tafel 8: Embryonen aus einem flottierend gefundenen Laich des Oegopsiden x. $^{40}/_{1}$ nat. Gr.

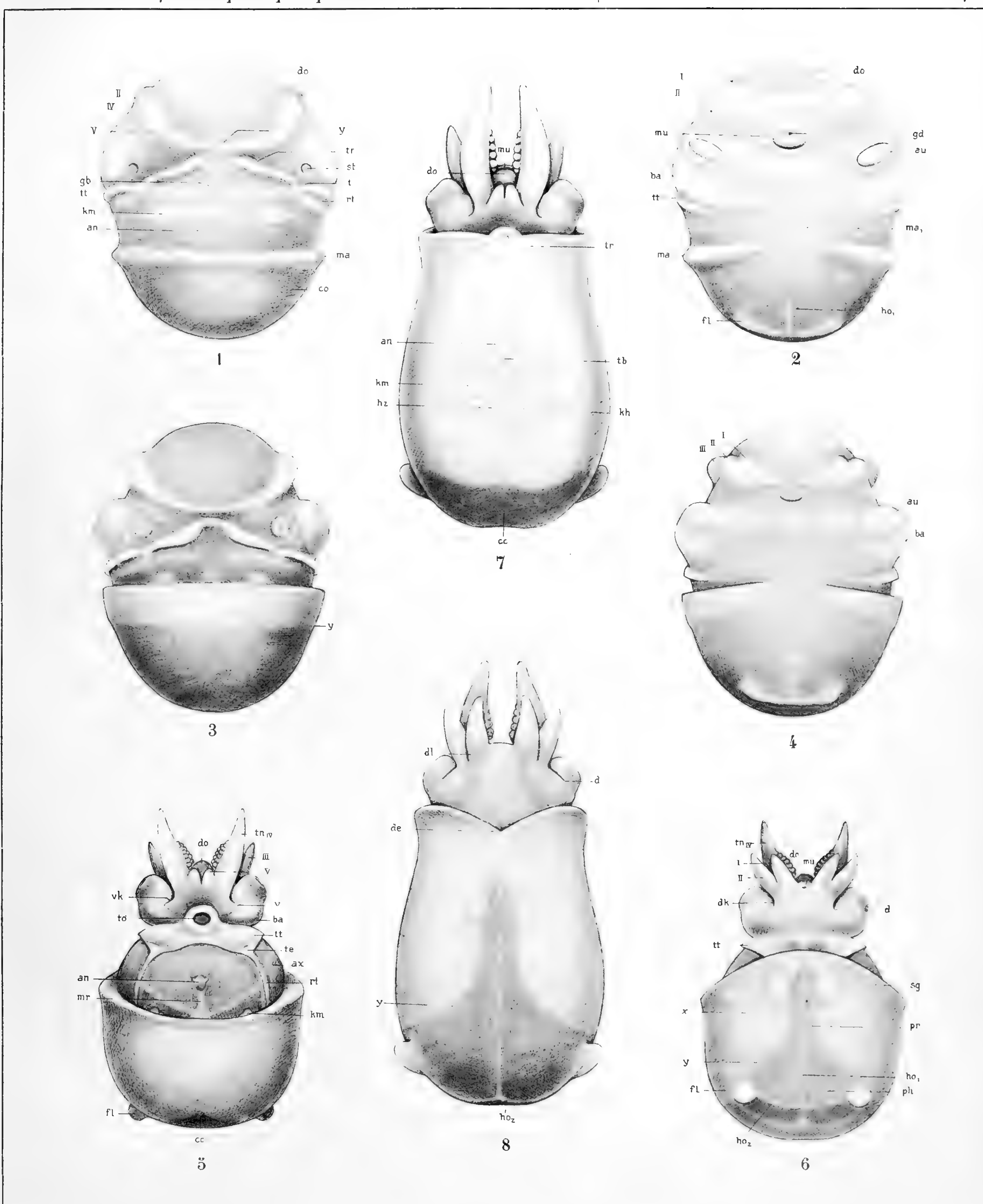
Diese Embryonen halte ich für Calliteuthis- oder Histioteuthisstadien, weil andere Formen wegen der Größe und aus anderen Gründen ziemlich ausgeschlossen sind. — Den Oegopsidencharakter zeigt der Vergleich mit Tafel 9—11 und dem Grenacherschen Embryo, der freilich auch manche abweichende Züge aufweist. Man beachte die Verkümmerung des äußeren Dottersackes.

Fig. 1 u. 2. Stadium VIII—IX. (Vergl. Tafel 3 und überlege, daß eine ähnliche Form aus einem Loligoembryo entstünde, wenn sich die Dotterhülle zusammenzöge, wodurch das Bildungsmaterial des Tierchens über den Dotter weggezerrt würde. Ähnliche Produkte kann man tatsächlich erzeugen und zwar ohne mechanischen Eingriff.)

Fig. 3 u. 4. Stadium X.

Fig. 5 u. 6. Stadium XVI.

Fig. 7 u. 8. (Etwa) Stadium XVIII (Zeit des Ausschlüpfens). — Auffällige Heterochronien zeigen sich an den Augen, die hier an den Loligoembryo im Stadium XIV (Tafel 5 Fig. 3) erinnern, während Arme und Mantel bereits funktionsfähig sind. Jedenfalls handelt es sich hier um eine hoch interessante typische Oegopsidenlarve. Besonders beachtenswert ist das Verhältnis zwischen Muskelmantel und Schale, das für die Morphologie dieser Beziehung bei Teuthoiden, ja Dibranchiaten überhaupt wegleitend ist: der mächtige schöpfkellenartige Conus (co) umfaßt breit das Hinterende, sodaß wir uns gut den Übergang in die Anfangskammer eines Belemnoiden (Bd. 1 Textfigur p. 107) vorstellen können. Typisch ist auch die Stellung der Flossen auf der Außenseite dieses Conus, weit getrennt. Vorn geht der Conus in ein verschmälertes Proostracum über, zeigt also darin Metateuthoidencharakter. Bezeichnenderweise wird (vergl. Bd. 1 p. 146 Textfigur 62) die Spitze von den Stellarganglien eingefaßt.



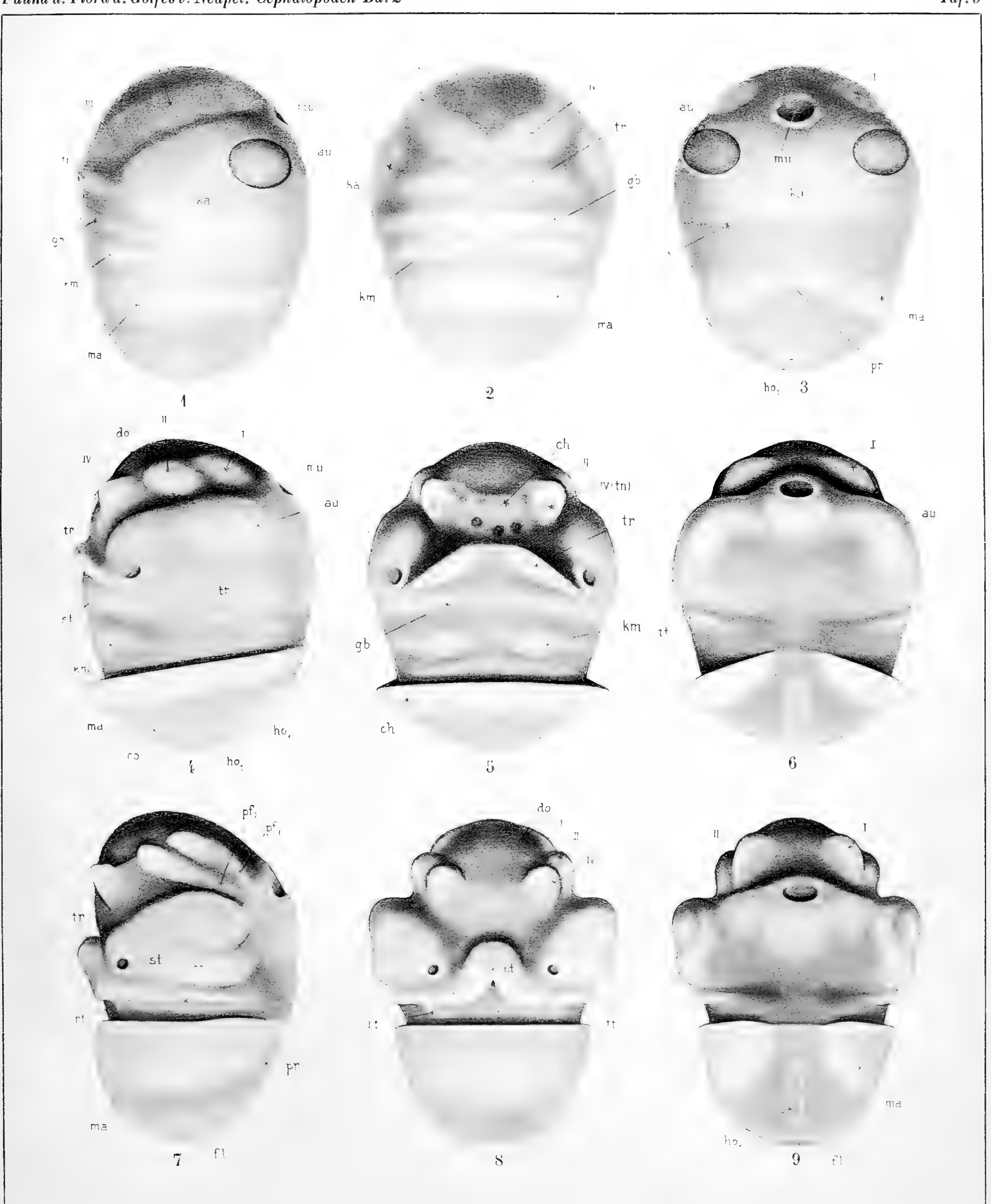
A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*



Tafel 9: Embryonen
aus einem andern flottierend gefundenen Laich, dem Ommatostrephiden y zugehörig.

(genauere Bestimmung unmöglich). $^{70}/_{1}$ n. Gr. Man vergl. die allg. Bemerkungen auf Tafel 8.

Fig. 1—3. Stadium VIII.
» 4—6. » X.
» 7—9. » XII.


au
tr
gb
km
ma
mu
pr
do
ch
st
au
1
2
3
4
5
6
7
8
9
fl



Tafel: 10 Embryonen des Ommatostrephiden y. $^{70}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XIV. Man beachte auch hier das Zurückbleiben der Augenkanten (vergl. Tafel 6) und die Topographie des Mantelsackes (Tafel 8, Fig. 7 u. 8), sowie das für die jüngsten Oegopsiden bezeichnende, hier noch völlige Fehlen der Armanlagen III (bei vb zu suchen) und V (siehe Fig. 2).

Fig. 4—6. Stadium XVI. Hier beginnen bereits die Tentakelstiele (bei nt, Fig. 5) zu verschmelzen.


1
2
3
4
5
6

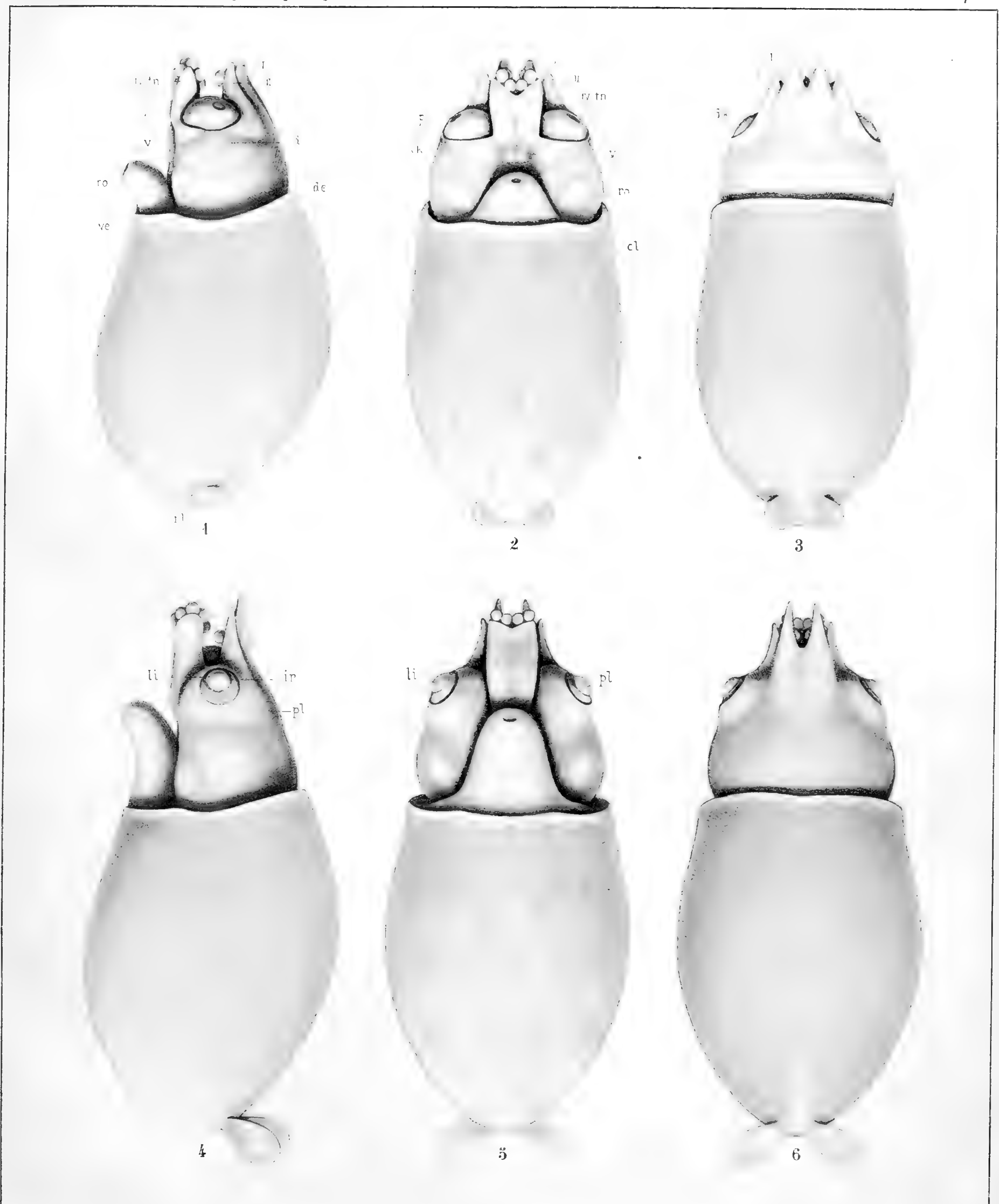




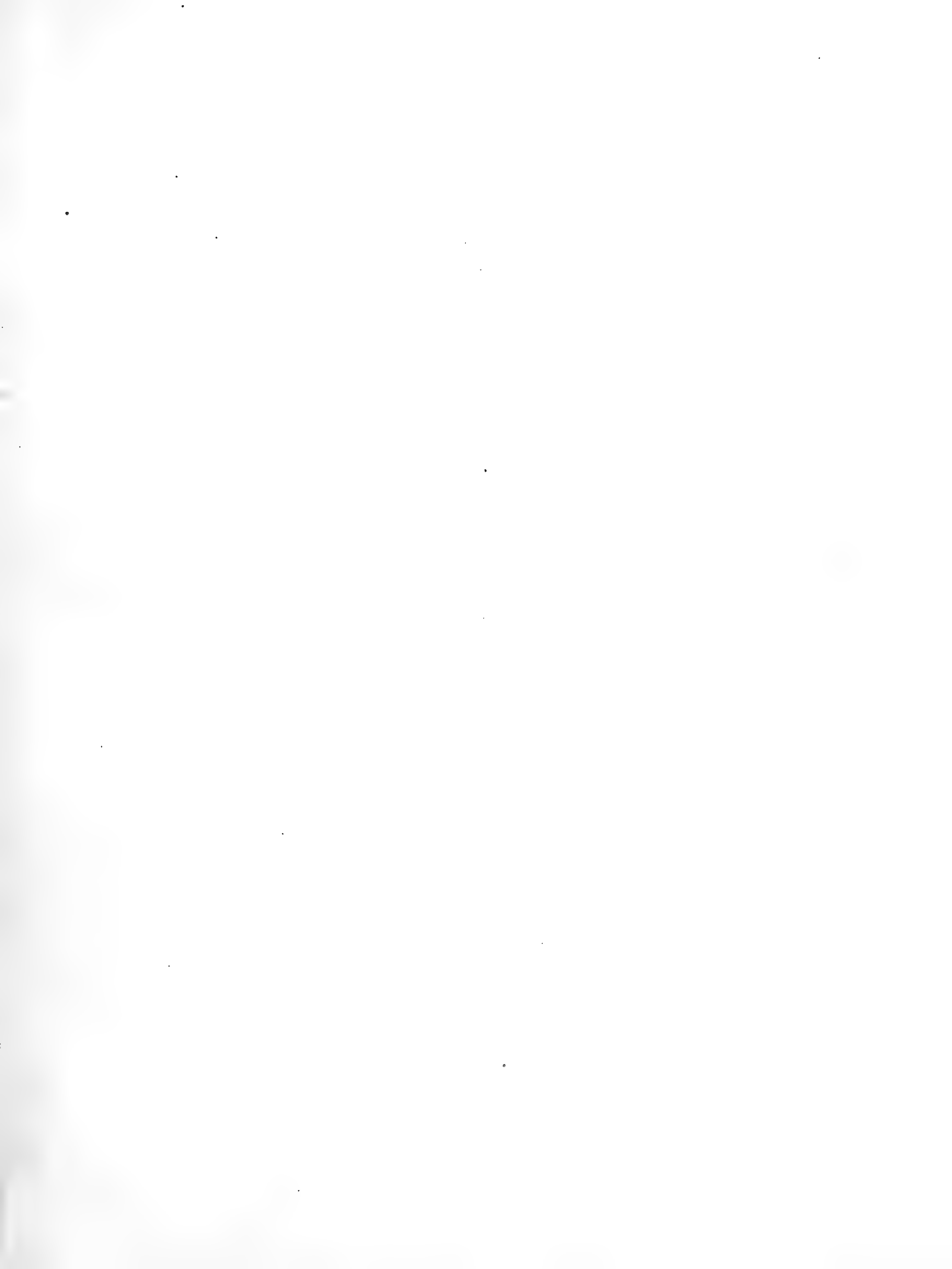
Tafel 11: Embryonen des Ommatostrephiden y. $^{70}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XVIII. Tentakel verschmolzen, Primärlid vollkommen angelegt (gegen Tafel 8!).

Fig. 4—6. Stadium XX. Nach dem Ausschlüpfen (vergl. Bd. 1, Tafel 19, Fig. 1 und 2). Typische »Rhynchoteuthionlarve« der Ommatostrephiden!



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Oberneller in München



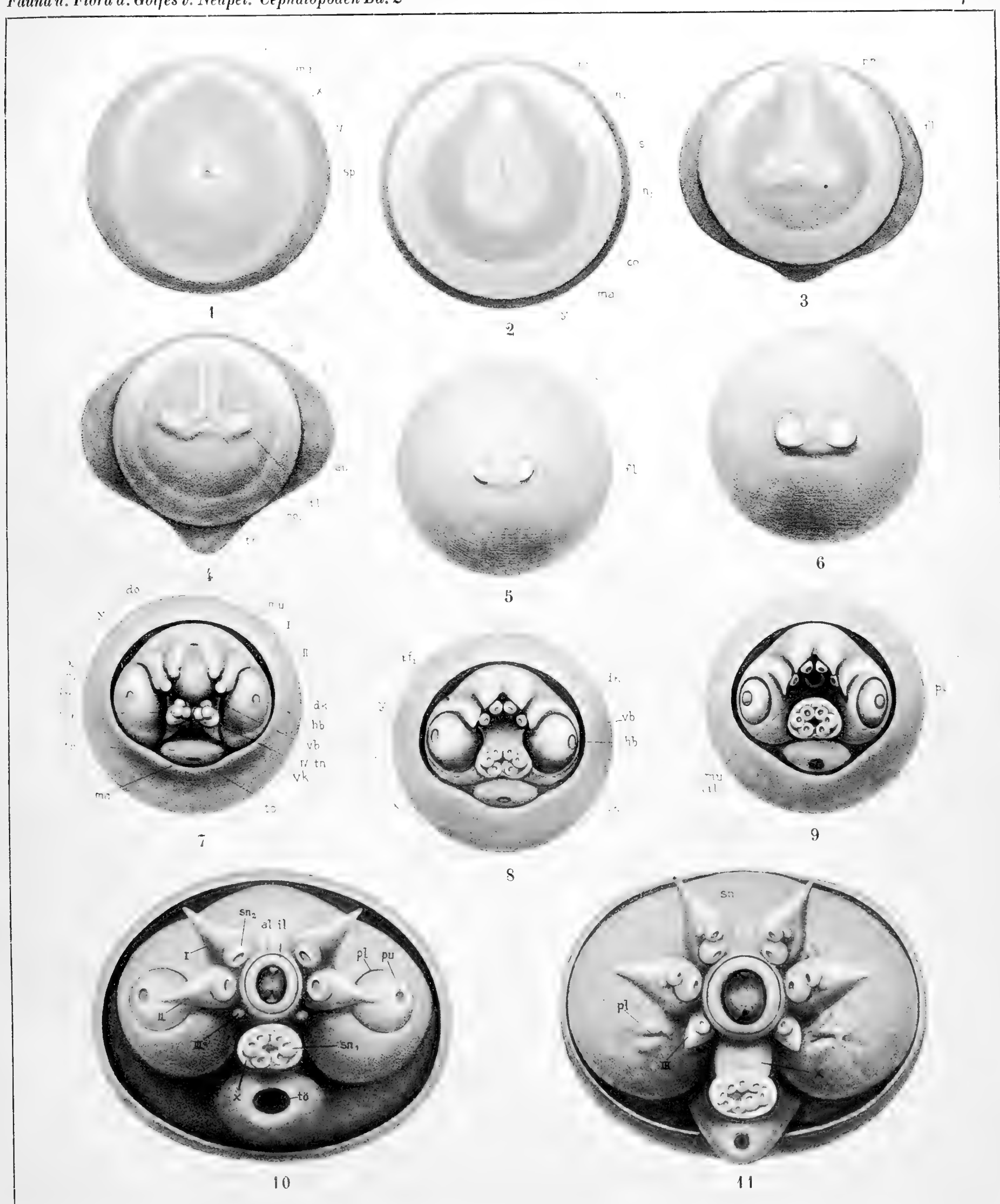
Tafel 12: Embryonen des Ommatostrephiden y.

$^{70}/_1$ nat. Größe.

Fig. 1—6. Die Stadien VIII, X, XII, XIV, XVI, XVIII derselben von hinten gesehen. Man vergl. Tafel 2 und verfolge die Entwicklung des Muskelteils (hell) und des Schalenteils (dunkel) der Mantelsackanlage, die Entwicklung der Flossen (fl) in der Umgegend des Schalenporus (sp) und späteren Hoyle'schen Organs (ho). Vom Conus bleibt hier sehr wenig übrig, nämlich nur der unmittelbare Bereich der Flossenanlagen.

Fig. 7—9. Die Stadien XVI, XVIII und XX von vorn. Man beachte bei Fig. 7 die noch unvollständigen Lidfalten, das Verhältnis vom Mund zum Dottersackrudiment, die vier stummelförmigen Arme mit je einer Saugnapfanlage (sn), die noch unverschmolzenen Tentakel (tn) mit je 4 Näpfchen (alles typische frühlarvale Ommatostrephidenmerkmale).

Fig. 10 und 11. Postembryonale Weiterentwicklung der Mundgegend bei Ommatostrephiden. Zwei Rhynchoteuthion-Stadien aus dem Plankton von Neapel. $^{42}/_1$ nat. Größe. Um den Mund, der die Stelle des Dotters einnimmt, vervollständigt sich die Armkrone durch Auftreten der Armanlagen III, die nachträglich normal auswachsen. (Vergl. Bd. 1, Tafel 5 u. 6.)


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
sn₂
al il
r
pl
pu
II
III
sn₁
x
tö
sn
pl
III
vb
hb
dk
vk
ma
fl
co





Tafel 13: Furchung und Keimblätterbildung bei Sepia officinalis. 16/1 nat. Größe.

Fig. 1. 8 Zellen-(16 Kern-)Stadium wie Taf. 1, Fig. 3.

» 2. 16 » (30 ») » . x erste, y von Loligo (Taf. 1, Fig. 4) abweichende 4. Furche.

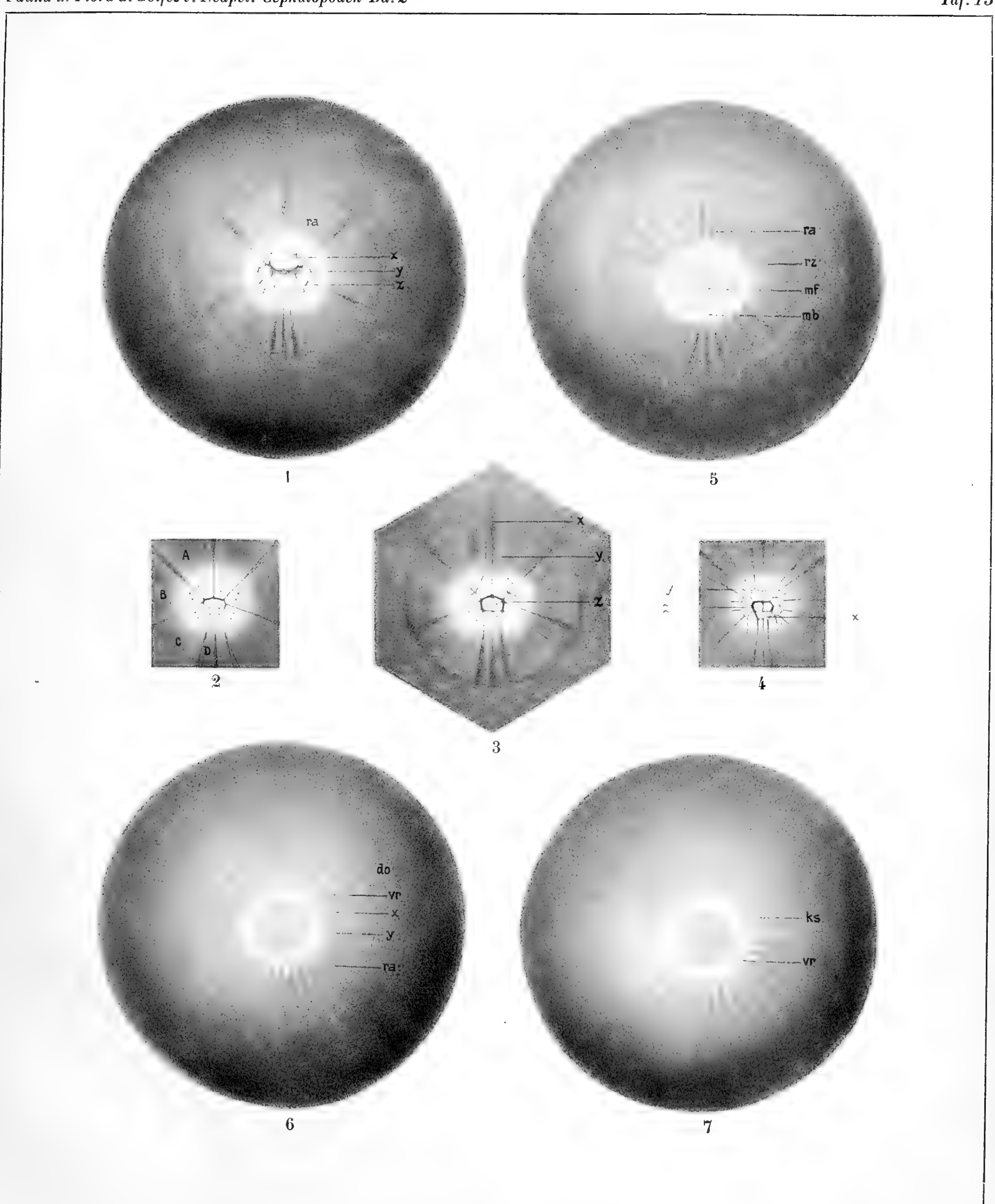
» 3. 28 Zellen-(30 Kern-)Stadium, x, y, z Mikromeren.

» 4. 29 » (» ») » (Variante: y eine verspätete Blastomere).

» 5. Über 100-Zellen-Stadium. Blastoderm.

» 6. » 800- » Stadium I—II beim Übergang zur Entomesodermbildung. Die wuchernden Zellen bilden bei Sepioiden (auch Sepiola, Rossia!) anscheinend einen vollständigen, schmalen Ring, außerhalb dessen die Dotterzellen (y) liegen, während der zentrale Kreis das Ektoderm darstellt (x).

Fig. 7. Stadium II. Der Entomesodermring verbreitet sich.



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Oberneller in München*



Tafel 14: Differenzierung der Keimscheibe bei Sepia officinalis. $^{16}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1 und 2. Stadium II u. II—III. Die Keimscheibe ist im Begriff, die Dotterstrahlen einzuziehen. (Tafel 1, Fig. 10 und 11.)

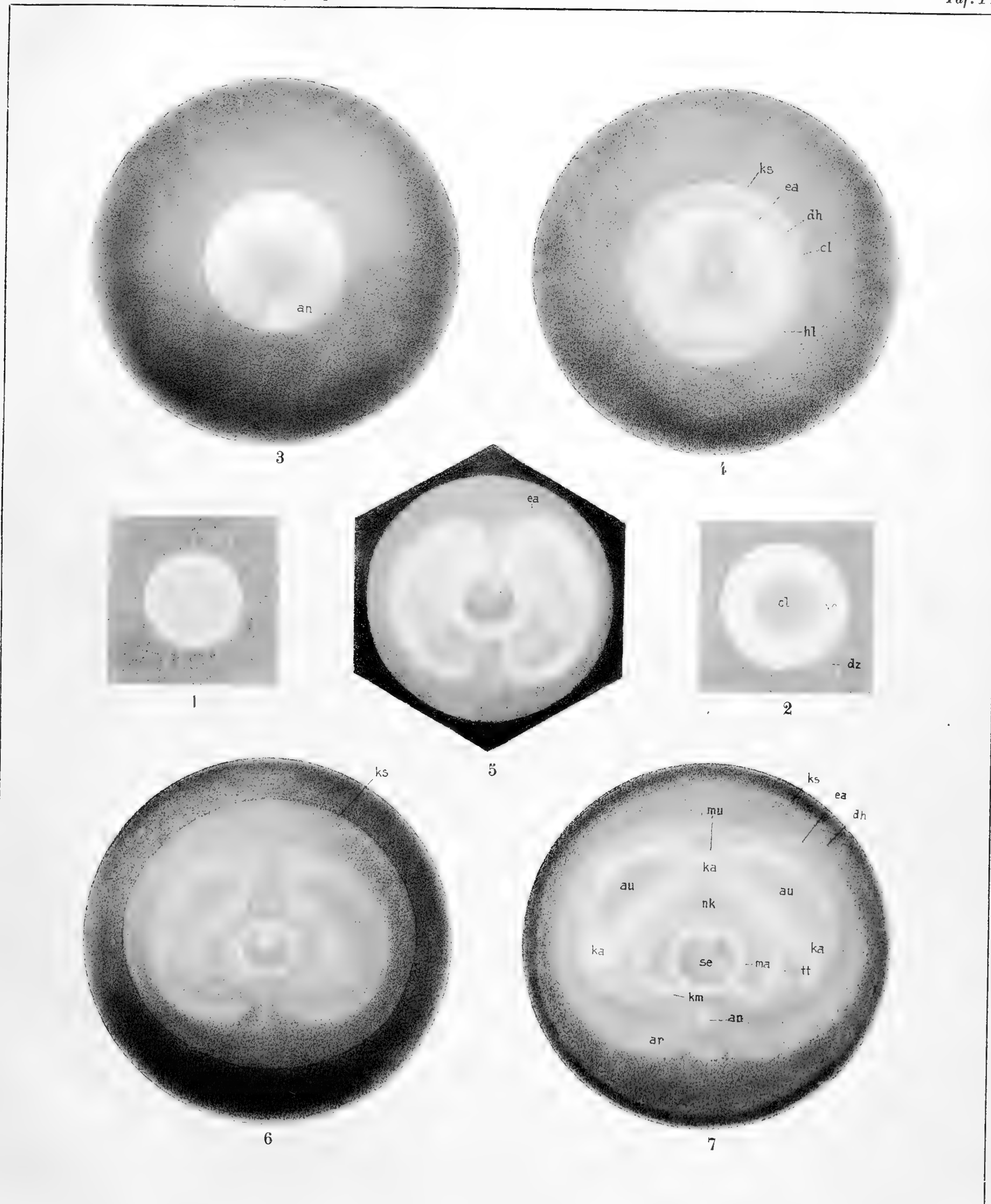
Fig. 3. Stadium III—II. Dies ist relativ früher als bei Loligo geschehen. Ein heller Fleck deutet, wie bei dem folgenden

Fig. 4. Stadium III (Tafel 2, Fig. 1), die Stelle des Afters (an) an. Die derbere Struktur des Keims bedingt z. T. das von Loligo abweichende Bild; die Unterschiede verschwinden in den folgenden Stadien:

Fig. 5. Stadium IV.

Fig. 6. » V.

Fig. 7. » VI.



3

4

1

5

2

6

7

A. Naef del.

Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin

J. B. Obernetter in München





Tafel 15: Auffaltung der Keimscheibe bei Sepia officinalis. $^{16}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1 Stadium VII. Noch beinahe eben; durch die Behandlung (siehe Tafel 1) wird die Mesodermgruppierung deutlich.

Fig. 2. Stadium VIII. Die Anlagen treten als Falten und Unebenheiten zutage, wobei ein äußerst ähnliches Bild wie bei Loligo (Fig. 6) auftritt. Die Armanlagen erscheinen wie bei allen Sepioiden (vergl. Tafel 23) zweiteilig.

Fig. 3. Stadium IX. Augen- und Schalenfalte ziehen sich zusammen. Auf der letzteren erhebt sich das Material für die Flossen, das sich weiter in typischer Weise um die ⊥-förmige Narbe, die das Hoylesche Organ liefert, gruppiert. (vergl. Tafel 2 und 12.)

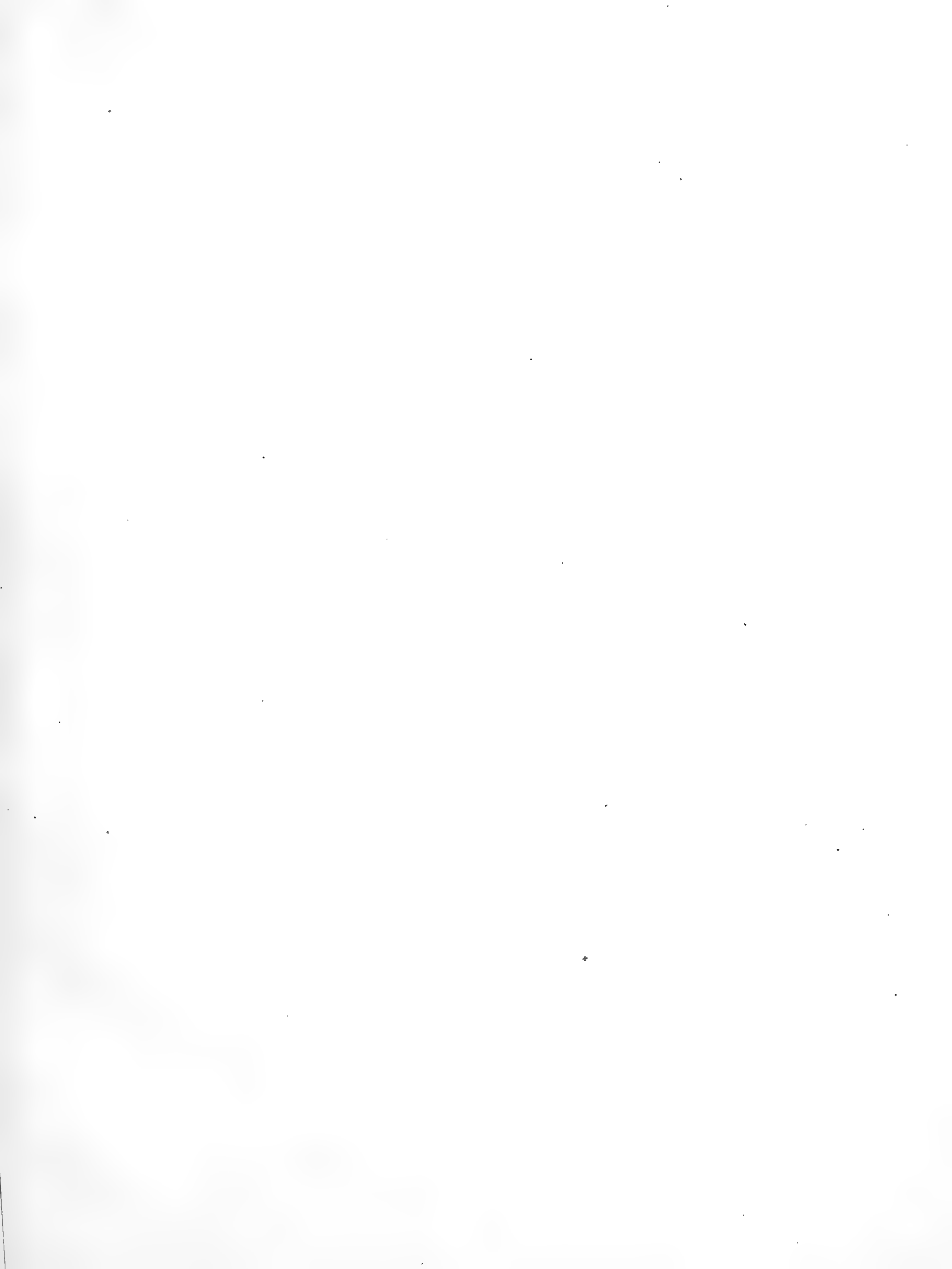
Fig. 4. Stadium X. Die Keimscheibe zieht sich zusammen. (Vergl. Tafel 17.)

Fig. 5. Stadium XI. Dabei geraten die randständigen Teile unter die zentral angelegten.

Fig. 6 und 7 stellen Loligo-Keime (VIII und IX) zum Vergleich dar. (Siehe Tafel 2, Fig. 6 u. 8.)



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München



Tafel 16: Allgemeine Ausgestaltung des Embryos von Sepia officinalis. $^{16}/_1$ nat. Größe.

Fig. 1. Dorsalansicht des Stadiums XI—XII. x = hb. Diese Bildung tritt bei den Sepioiden früh (Tafel 25) und mächtig hervor.

Fig. 2. Dorsalansicht des Stadiums XII. (Vergl. Tafel 4, Fig. 12.)

Fig. 3. » » » XII—XIII. y = fr, x = wk. (Vergl. Tafel 2, Fig. 12.)

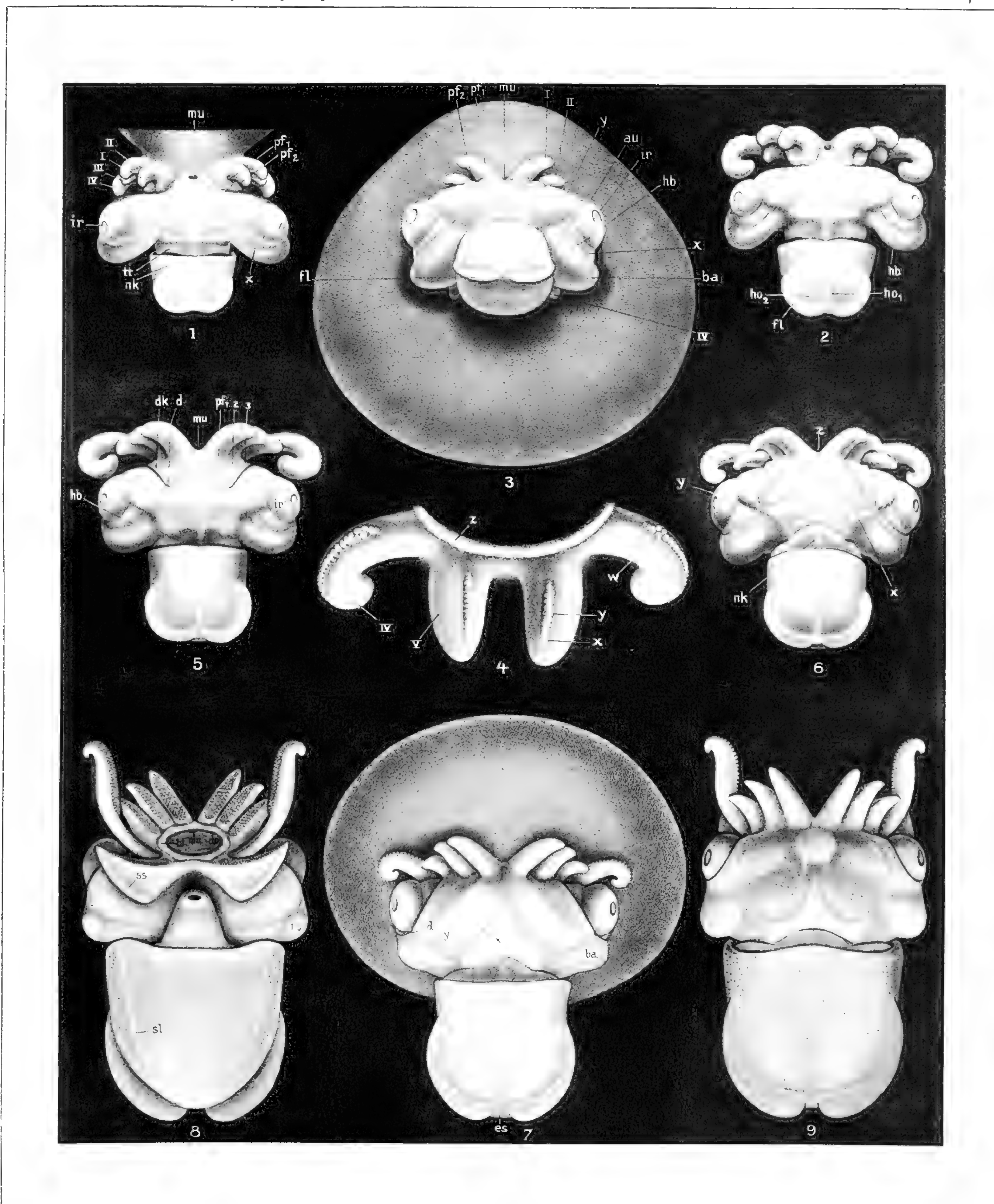
Fig. 4. Ventraler Teil der Armkrone zu XII. Die Anlage der Saugnäpfe, fortschreitend von der Spitze gegen die Basis der Arme, ist bemerkenswert. x Längsleiste; y querstehende Papillen; w gerundete Papillen, zickzackförmig ungeordnet; z Dotterrand. (Vergl. Tafel 21.)

Fig. 5. Dorsalansicht des Stadiums XIII. (Vergl. Tafel 5, Fig. 2.)

Fig. 6. » » » XIV. x hintere Grenze der aus den Armpfeilern entstandenen »Kopfdecke«; y Vertiefung zwischen Augapfel und den Anlagen des weißen Körpers; z Stelle der versunkenen Mundöffnung.

Fig. 7. Dorsalansicht des Stadiums XV. Die dorsale Augenkante hat bei d das hintere Bindestück des Primärlids erreicht. x—y Grenze der Kopfdecke.

Fig. 8 und 9. Ansichten des Stadiums XVI. Abschluß der wichtigsten organogenetischen Vorgänge und der allgemeinen äußeren Differenzierung. Die Chromatophoren, lebhafte Eigenbewegung, Herztätigkeit etc. lassen das Tierchen als im Rohbau fertig erscheinen.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München

Tafel 17: Entwicklung der Ventralansicht und des Mantelsitus bei Embryonen von Sepia officinalis. $^{16}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 1. Stadium IX. (Vergl. Tafel 3 Fig. 5.)

Fig. 2. Stadium X. (Vergl. Tafel 3 Fig. 8.)

Fig. 3. Stadium XI. (Vergl. Tafel 4 Fig. 2.) x Anlage der Saugnäpfe.

Fig. 4. Stadium XI—XII. (Vergl. Tafel 4 Fig. 4—6.) x Schnittfläche.

Fig. 5. Stadium XII. (Vergl. Tafel 4 Fig. 8.) x Cölomtasche für das Kiemenherz.

Man beachte Form und Stellung der Kiemen.

Fig. 6. Stadium XII.

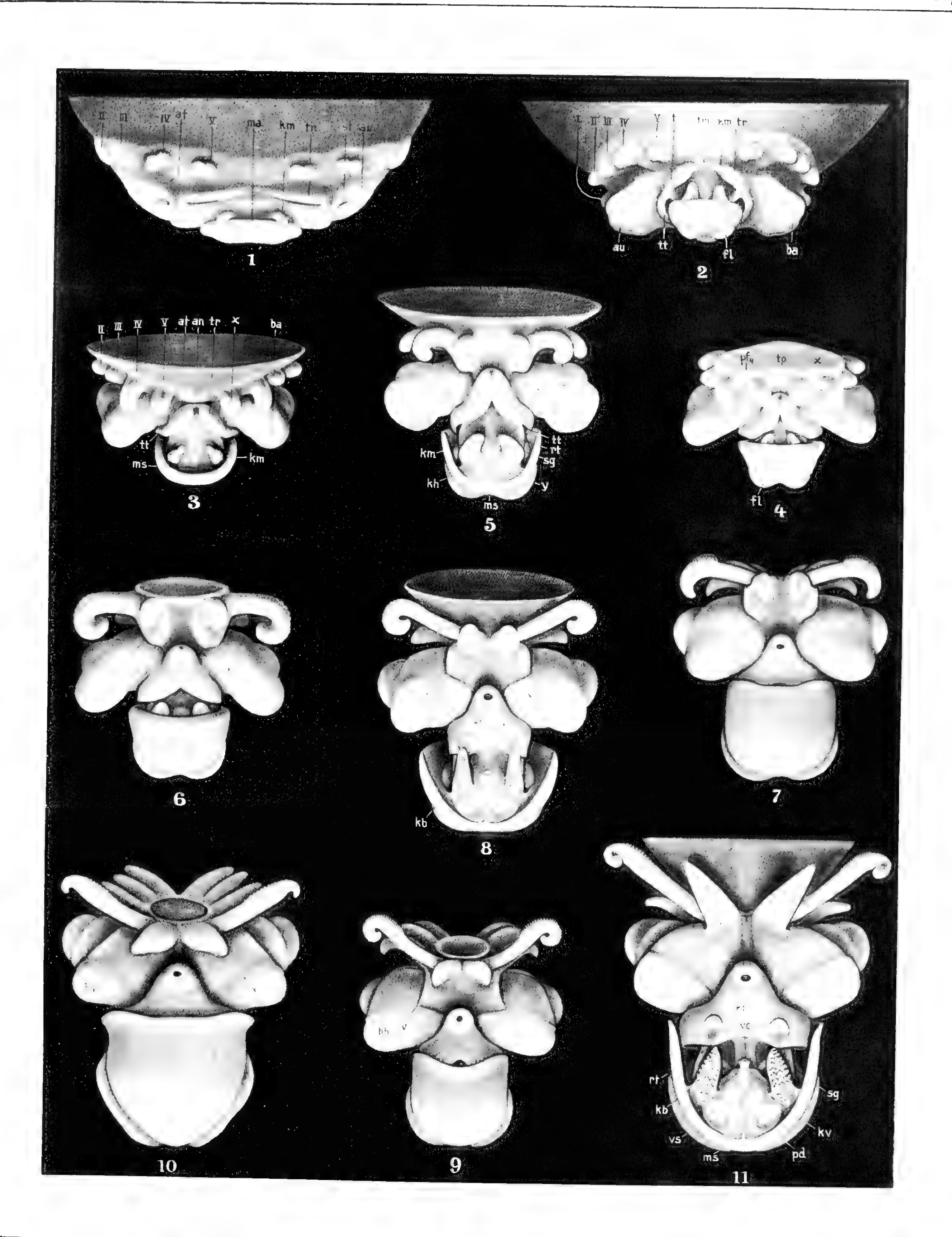
Fig. 7. Stadium XIII. x hintere Grenze der Kopfdecke.

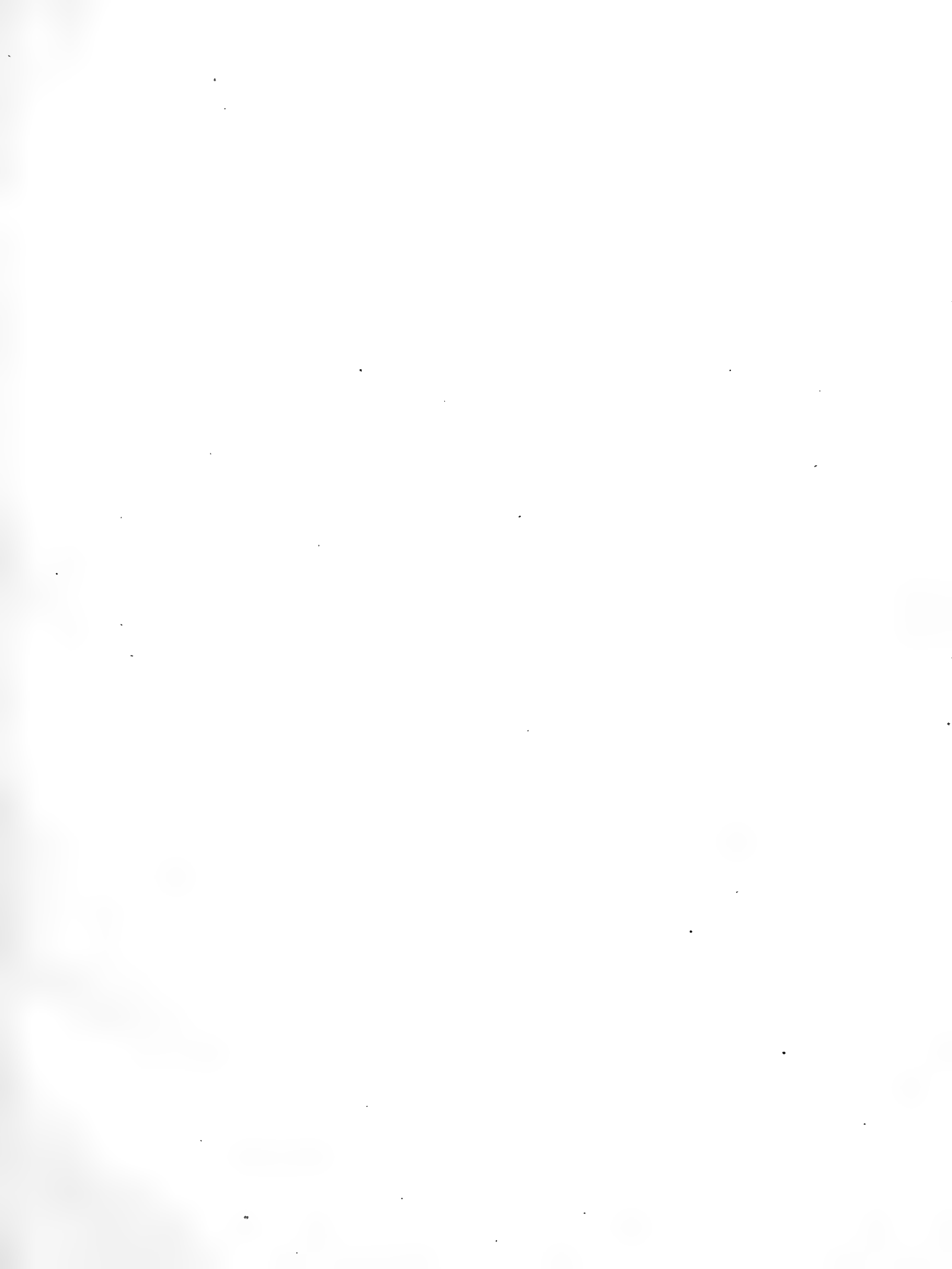
Fig. 8. Stadium XIII. Die Kiemenheftung beginnt sich anzudeuten.

Fig. 9. Stadium XIII—XIV. hb und v noch weit getrennt!

Fig. 10. Stadium XV. hb und v verbunden; x wie auf Fig. 8.

Fig. 11. Stadium XV. y Schirmhaut zwischen V- und LV-Arm angedeutet. Nierenpapillen sichtbar, Kiemenblättchen gefältelt, Heftung der Kiemen nautilusartig.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
au
tt
fl
ba
ms
km
kh
sg
rt
kb
vs
kv
pd
pf4
tp



Tafel 18: Fortgeschrittene Embryonen von Sepia officinalis. 16/1 nat. Größe.

Fig. 1—5. Stadium XVII. Fig. 1. Dorsalansicht mit Dottersack in natürlicher Haltung (vergl. Tafel 16, Fig. 5). x Hintergrenze der Kopfdecke, y primäre Kopfhaut, z Hinterende des gedehnten ventralen Mantelsackes.

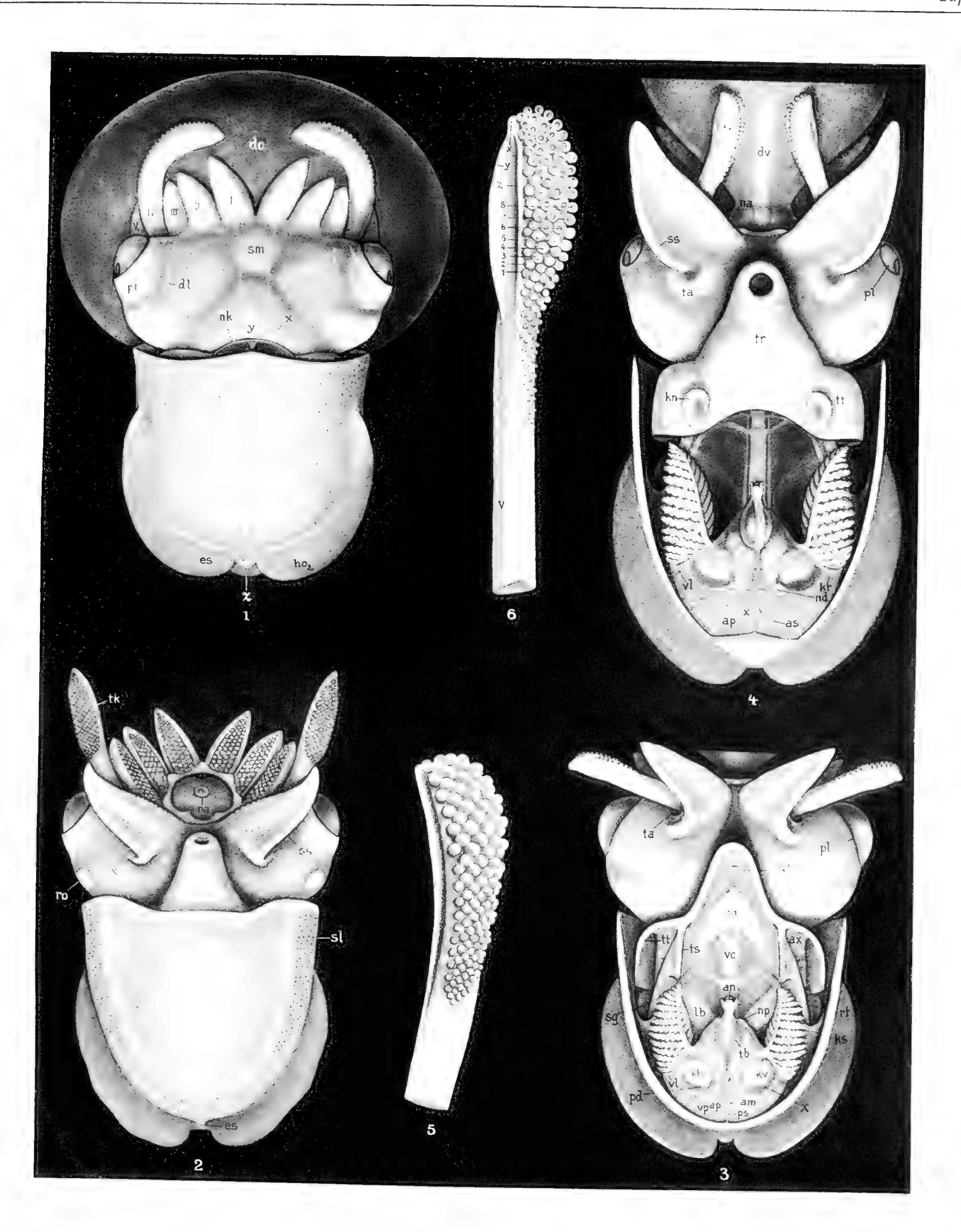
Fig. 2. x wie y auf Tafel 17 Fig. 11. y Man beachte die Verteilung der Saugnapfanlagen.

Fig. 3. Ventrale Mantel- und Trichterteile weggeschnitten. x Cölomtasche, ax Rumpf, insbesondere Kopffußretractor, ta Eingang zur Tentakeltasche.

Fig. 4. Stadium XVIII. Die Drehung des Tintenbeutels beginnt. x Hintergrenze des Nierensackes. Die Tentakelstiele beginnen den Grund der Tentakeltaschen auszuweiten (ta).

Fig. 5. Keule des Stadiums XVII—XVIII; noch deutlich achtreihig, die Differenzierung von Stiel- und Wandteil wird sichtbar, der Schwimmsaum (links) ist angelegt. 48/1 n. Gr.

Fig. 6. Keule des Stadiums XIX—XX. x Endspitze, y Schwimmsaum, z Schutzsaum. 1—8 Näpfe der ursprünglichen acht Längsreihen bezw. einer schrägen Querreihe. 45/1 n. Gr.


do
sm
dl
nk
y
x
es
ho₂
z
1
6
dv
na
ss
ta
pl
tr
kn
tt
vl
kr
nd
ap
as
4
tk
na
ss
ro
sl
es
2
5
ta
pl
tt
ts
vc
ax
an
lb
np
sg
rt
ks
tb
pd
vl
kv
vpap
am
ps
x
3



Tafel 19: Reifende Embryonen von Sepia (1—6 officinalis, 7 Orbignyana).

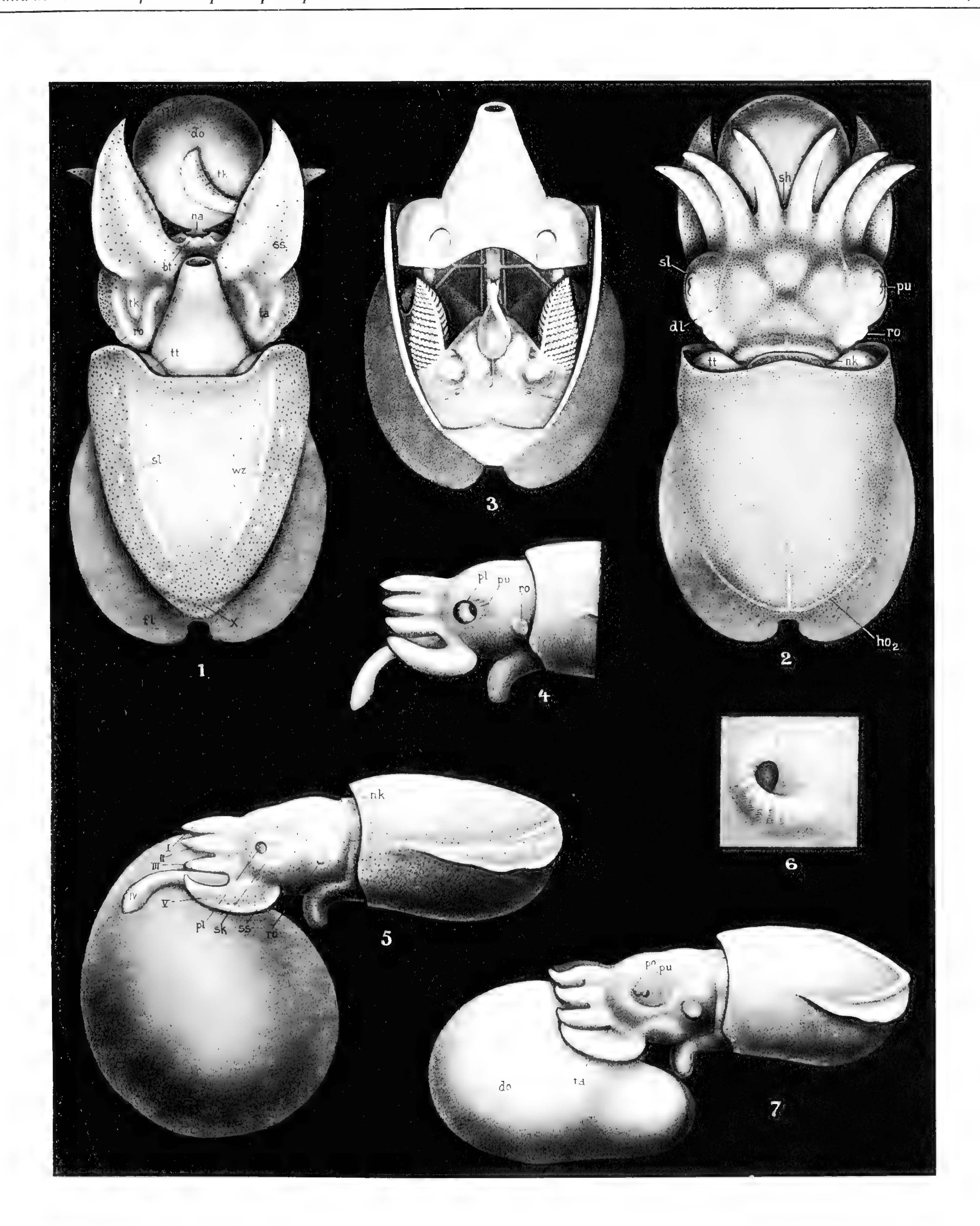
Fig. 1 u. 2. Stadium XIX. Mit kleinem, abfälligem Dottersack. Als Frühgeburt wohl lebensfähig ohne besondere Behandlung. x Lage des hinteren Schulprandes. $^{8}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 3. Mantelhöhle dazu. Tintenbeutel gedreht!

Fig. 4 u. 5. Seitenansicht zu Stadium XVIII—XIX. $^{10}/_{1}$ nat. Gr., die Entwicklung der Augenlider erläuternd. Das sekundäre entsteht als Falte im Umkreis des primären.

Fig. 6. Öffnung des Primärlids eines nahestehenden Embryos in zusammengezogenem Zustand. Man sieht die Falte des späteren Sekundärlids durch die Anordnung der Muskelfasern scharf hervortreten.

Fig. 7. Embryo von Sepia Orbignyana. $^{10}/_{1}$ nat. Gr. Die Pupille (pu) ist W-förmig, das Primärlid bis auf den Augenporus (po) verschlossen, eine »Cornea« bildend. Das Sekundärlid halbmondförmig, nach oben offen. Die Flosse ist bei diesen Embryonen auffallend kurz, ein (neben andern) primitiver Zug.


do
tk
na
ss
bt
tk
ta
ro
tt
sl
wz
fl
x
1
3
sh
sl
pu
dl
ro
tt
nk
ho2
2
pl
pu
ro
4
6
nk
I
II
III
IV
V
pl
sk
ss
ro
5
po
pu
do
ta
7



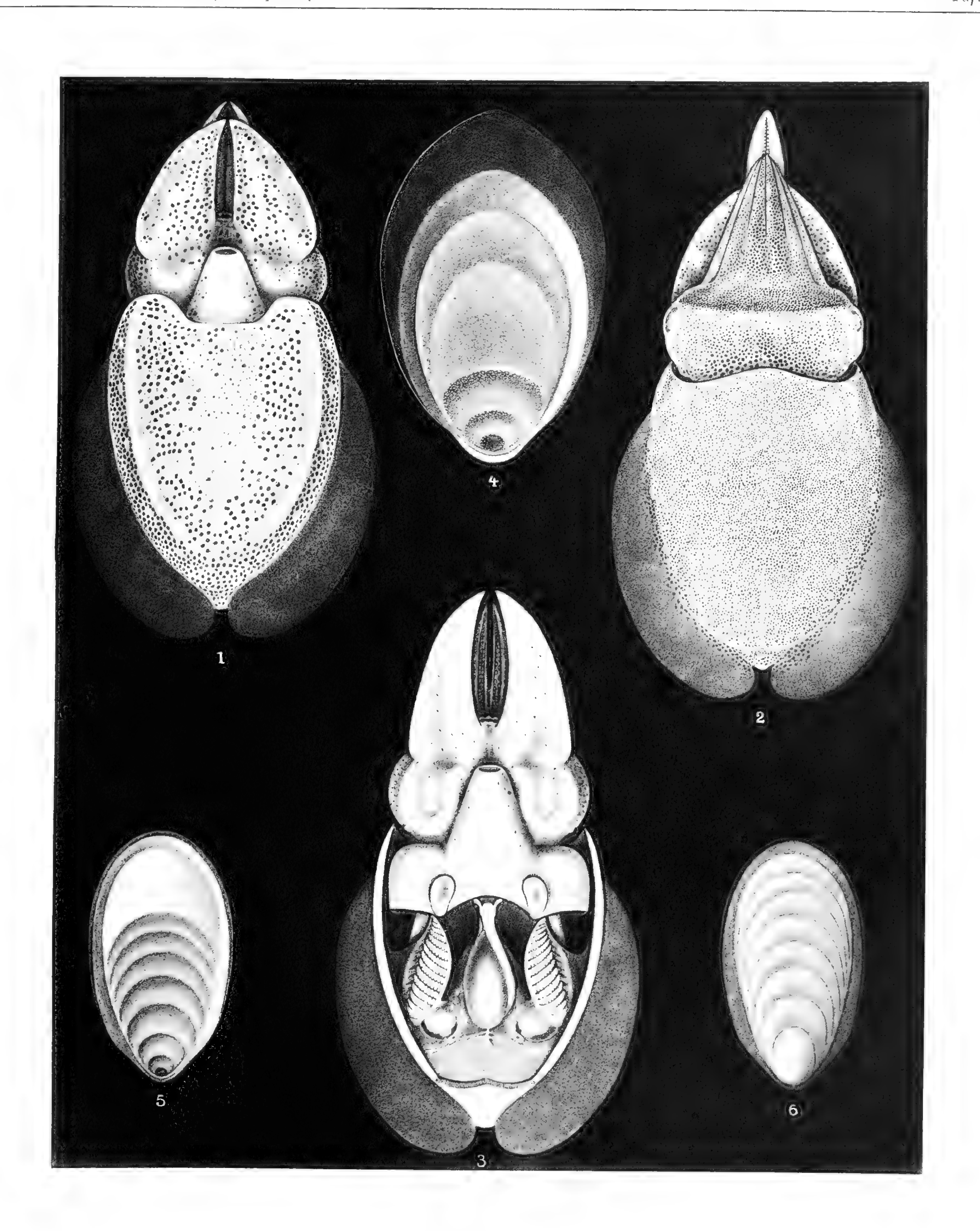


Tafel 20 Fig. 1—3: Sepia officinalis nach dem Ausschlüpfen, voll entwickelt. (Keine Fehlgeburt, wie sie im Aquarium fast immer erzeugt wird!) $^{8}/_{1}$ nat. Gr.

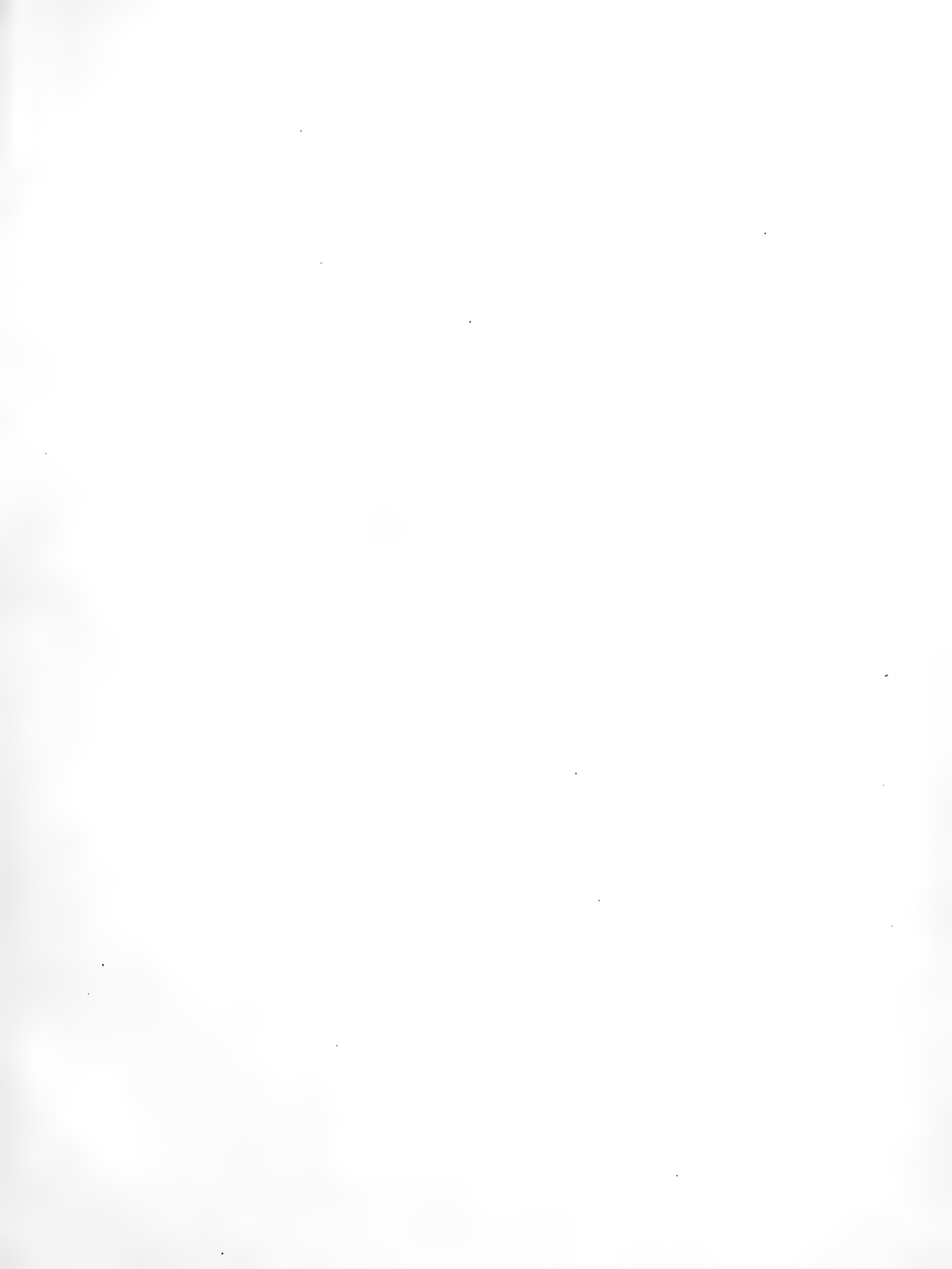
Erklärung durch Tafel 19.

Fig. 4. Schulp des Stadiums XVIII (Tafel 18, Fig. 4). $^{16}/_{1}$ nat. Größe. Man erkennt drei Siphonalöffnungen, zu denen wohlunterscheidbare, fein punktiert erscheinende, flache Duten gehören. Die Schulpplatte ist im Randteil unverkalkt, weiterhin (hell) verkalkt und im hinteren Teile durchaus andersartig. (Darüber im Text.) Am letzten Septum unterscheidet man schon deutlich den »Wulstteil« (vorn) vom »Gabelteil« (längs dem hinteren Ansatz). Vom 2. scheint der vordere Ansatz durch. Die hellen Punkte (Linien) sind die Ansatzstellen der Stützpfeiler, welche die Septen verfestigen.

Fig. 5 und 6. Schulp zu Stadium XX. (Fig. 1—3.) Die Dorsalansicht zeigt deutlich die Anfangskammer und den exzentrischen, eine Krümmung andeutenden Zuwachs der weiteren Kammern.


1
2
3
4
5
6





Tafel 21: Entwicklung des Mundfeldes und der Conusinnenflächen bei Embryonen von Sepia officinalis.

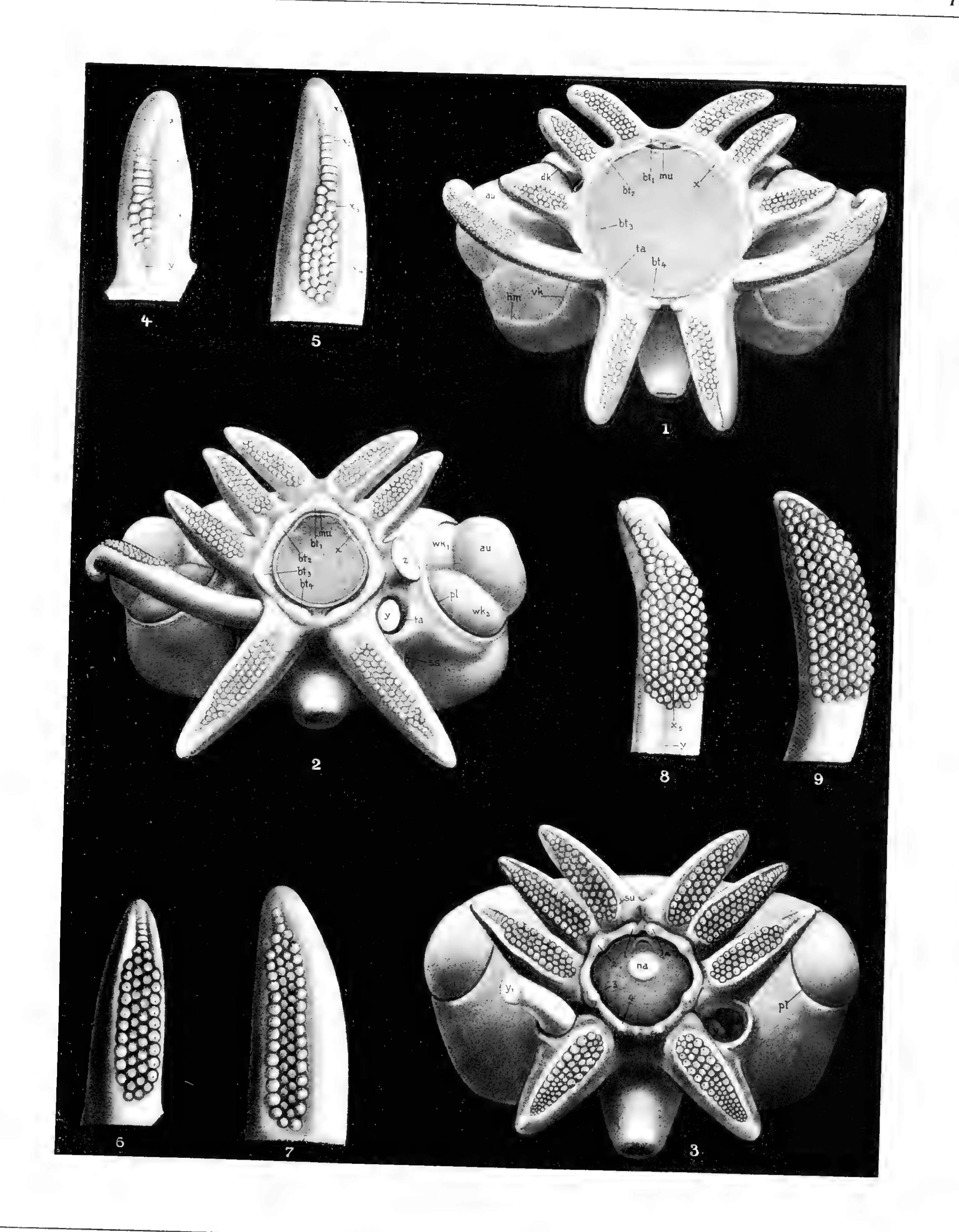
Fig. 1. Mundfeld zu Stadium XV. $^{25}/_{1}$ nat. Größe. x die abgeschnittene Dotterhülle.

Fig. 2. Mundfeld zu Stadium XV—XVI. $^{25}/_{1}$ nat. Größe. x Schnittfläche des entfernten Tentakels, z Schnitt des LV-Armes.

Fig. 3. Mundfeld zu Stadium XVI—XVII. $^{25}/_{1}$ nat. Größe. Leicht abnorm. Die dorsalen Buccalpfeiler (1 und 1a) sind nicht verschmolzen (wie bei Fig. 2: bt), wodurch eine interessante Hemmungsbildung gegeben ist, wie sie in der Familie der Enoploteuthidae zur Norm wird und für die Urform der Decapoden überhaupt als primärer Charakter vorauszusetzen ist. (Bd. 1 p. 122.)

Fig. 4—7. Entwicklung eines einzelnen Armes zwischen Stadium XIII und XVI. $^{48}/_{1}$ nat. Größe. In der Rinne zwischen beiden Armhälften (y) entsteht eine Leiste, die sich quer in schmale Papillen (vergl. Nautilus) teilt. Indem diese sich abrunden und vergrößern, werden sie zickzackförmig auseinandergedrängt, ein Prozeß, der sich wiederholt und aus dem zweireihigen einen vierreihigen Zustand erzeugt. Am Arme geht die Differenzierung wie an einem Vegetationspunkt weiter.

Fig. 8 und 9. Keulen der Stadien XV—XVIII ($^{48}/_{1}$ nat. Größe), an denen auf den vierreihigen direkt ein achtreihiger Zustand folgt, der die Grundlage der weiteren Differenzierung einer Sepia-Keule bildet (Tafel 18).


mu
bt1
bt2
bt3
bt4
x
ta
dk
au
hm
vk
wk1
wk2
z
y
pl
ss
x5
su
na
y1
1
2
3
4
5
6
7
8
9

Tafel 22: Weitere Entwicklung des Mundfeldes bei den Embryonen von Sepia officinalis.

Fig. 1. Stadium XVIII—XIX. x Mundteil des Dottersackes. (Vergl. Tafel 19 Fig. 1.) $^{22}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 2. Stadium XIX. y Heftung eines Buccalpfeilers. $^{20}/_{1}$ nat. Gr.

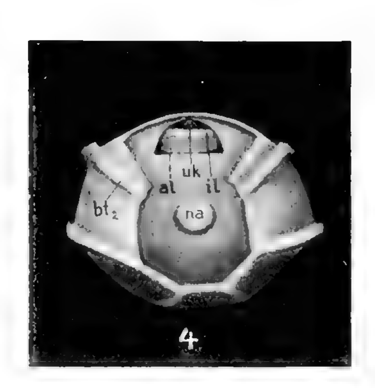
Fig. 3. Junge Sepia, postembryonal. $^{15}/_{1}$ nat. Gr. Abgesehen von der Versenkung der Tentakel (7, 8) das völlig typische Bild eines Decapoden. 1—4 Buccalpfeiler, I—III Buccaltaschen, 5 Innenlippe, 6 Buccalmembran, die Außenlippe verdeckend, 7, 8 Keulen, 9 Schutzsäume jeder Armseite zusammenstoßend, 10 Außensaum des Ventralarmes, 11 Schirmhaut.

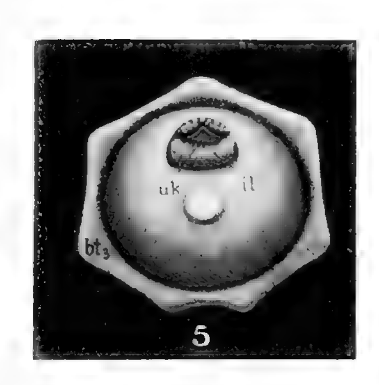
Fig. 4. Die vom Buccaltrichter umschlossene Partie ist freigelegt. Stadium XIX. $^{22}/_{1}$ nat. Gr. Man erkennt den sich vergrößernden Mund (vergl. Fig. 1), in dem Innenlippe (il) und Kieferspitze (uk) sichtbar werden; na Nabel.

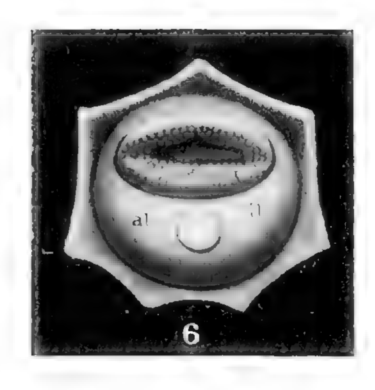
Fig. 5. Dasselbe, Buccaltrichter schematisch für Stad. XIX—XX. $^{20}/_{1}$ nat. Gr.

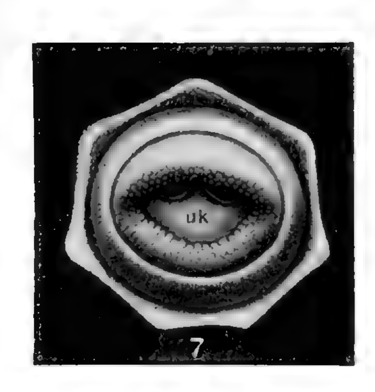
Fig. 6. Ebenso für Stadium XX—XIX. $^{18}/_{1}$ nat. Gr. Der Mundteil des Dottersackes wird rasch verdrängt durch die vortretende Mundmasse.

Fig. 7. Ebenso für Stadium XX (typisches Bild).


uk
al
il
bt_2
na
4


uk
il
bt_3
5


al
il
6


uk
7





Tafel 25: Embryonen der Sepiolinae

(versch. Arten der sogen. Sepiola Rondeleti).

Fig. 1. Sepiola ligulata. Stadium VIII—IX. $^{16}/_{1}$ nat. Gr. (Vergl. Tafel 15 Fig. 2.) y problematische Bildung (Gefäßanlage?), x Andeutung des Proostracum am Schalensack, z Nackenverbindung, schon hier verschwommen im Vergleich mit Sepia und Rossia!

Fig. 2. Sepiola ligulata. Stadium X. $^{16}/_{1}$ nat. Gr. (Vergl. Tafel 15 Fig. 3, 4.)

Fig. 3. Sepietta Oweniana. Stadium XI—XII. $^{24}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 4. Derselbe Embryo von unten, abgelöst vom Dotter. (Vergl. Tafel 21 Fig. 4!)

Fig. 5. Sepietta Oweniana. Stadium XIII—XIV. $^{28}/_{1}$ nat. Gr. (Vergl. Tafel 16 Fig. 6.)

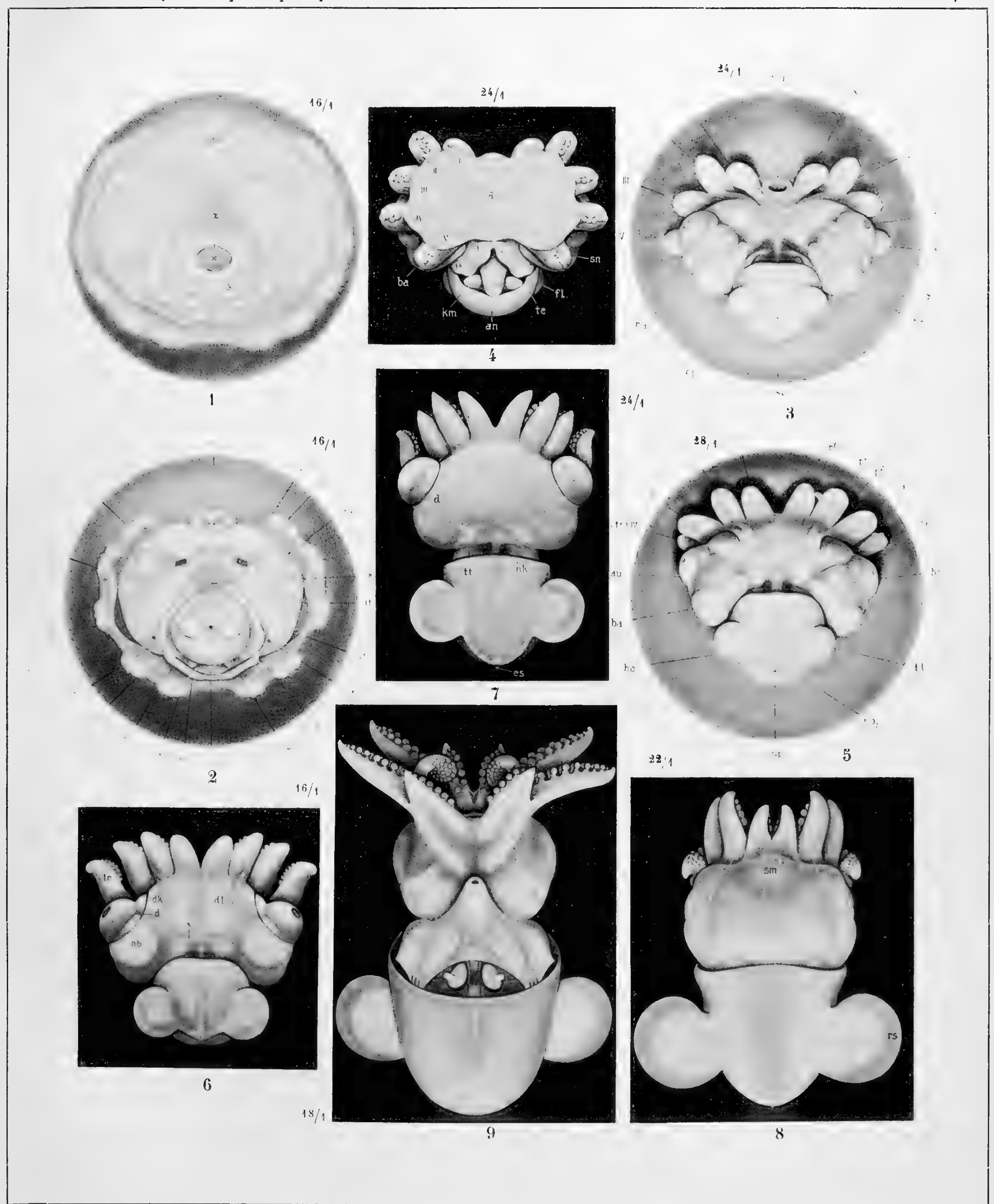
Fig. 6. Sepiola ligulata. Stadium XIV—XV. $^{16}/_{1}$ nat. Gr. Lidfalte geschlossen!

Fig. 7. Sepietta Oweniana. Stadium XV—XVI, $^{24}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 8. Sepietta Oweniana. Stadium XVII—XVIII. $^{22}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 9. Sepiola ligulata. Stadium XIX. $^{18}/_{1}$ nat. Gr.

Man beachte die querausgezogene Form des Tintenbeutels mit den bohnenformigen (hellen) Leuchtdrüsen.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München



Tafel 24: Reifung, Furchung und Keimblattbildung von Octopus vulgaris. $^{45}/_{1}$ nat. Größe.

Wie Tafel 1 zu deuten! Bisher nicht beschriebene Ontogenese.

Fig. 1. 2 Stunden nach Ablage des Laichs. x erster Polkörper; y Stelle des Kernes.

» 2. (3 Std.) Drei Polkörper gebildet.

» 3. (5 ») Ausbreitung des Bildungsdotters.

» 4. (9 ») Erster Furchungsschritt.

» 5. (13 ») Die dritte Teilung meldet sich an (x).

» 6. (15 ») 8-Zellen-Stadium, normal.

» 7. (15 ») 8-Zellen-Stadium, Decapoden-ähnlich (Tafel 1. Fig. 13).

» 8. (16 ») Übergang zum 16-Zellen-Stadium.

» 9. (19 ») 16-Zellen-Stadium. Die Zellen x, y können voll abgeschnürt werden (Fig. 10) als richtige Mikromeren, oder wie hier mit dem Dotter 3.T. oben, medial in Verbindung bleiben.

» 10. (19 ») Variante desselben Stadiums.

» 11. (22 ») 23-Zellen-Stadium; links verspätet.

» 12. (24 ») 32- » »

» 13. (24 ») 32- » » Variante dazu.

» 14. (28 ») 66- » »

» 15. (36 ») 360- » »

» 16. (40 ») 1200- » » Blastoderm fertig. Stadium I.

» 17. (2 Tage) Entomesoderm-Bildung beginnt. Stadium I—II.

» 18. (2½ ») » » fortschreitend. Stadium II.

» 19. (3 ») » » » » II—III.

» 20. (3½ ») » » » » III.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München





Tafel 25: Differenzierung der Keimscheibe, Umwachsung des Dotters, Auffaltung bei Octopus vulgaris. $^{45}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1. Stadium IV (4 Tage) von hinten. x Anhäufung von Mesoderm für den Mantel.
» 2. Stadium V (5 Tage). Vergl. Tafel 15 und 2.
» 3. » VI (6 »). x Stelle der Statocyste.
» 4. » VII (7 »). Man beachte die kleine Anlage des Schalen-
» 5. » VIII (8 »). sackes und der Flossen.
» 6. » IX (9 »).
» 7. » X (10 »).
» 8. » XI (11 »).
» 9. » IV } von der Bauchseite, um die Umwachsung des Dotters zu zeigen.
» 10. » V }
» 11. » VI }



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*





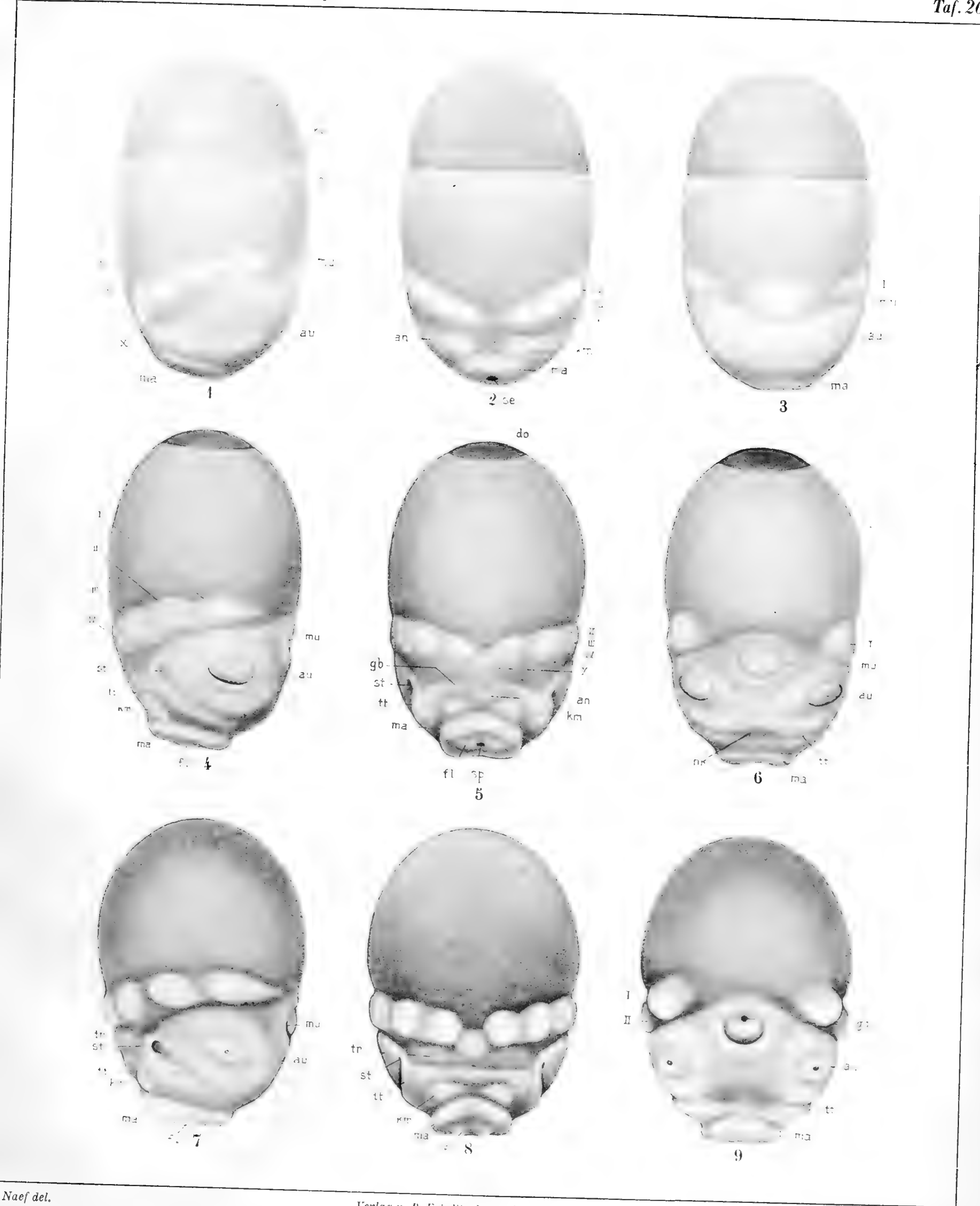
Tafel 26: Stadien der Auffaltung von Octopus vulgaris. $^{45}/_{1}$ nat. Größe.

In lateraler, ventraler und dorsaler Ansicht.

Fig. 1—3. Stadium VII (7 Tage). x Stelle der Statocyste.

» 4—6. Stadium VIII (8 Tage).

» 7—9. » IX (9 »). Man vergl. Tafel 3 und beachte auch hier das späte Deutlichwerden der Trichterrohranlagen (tr) im Zusammenhang mit der Armkrone und unabhängig von den Trichtertaschen (tt).



Naef del.

Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin

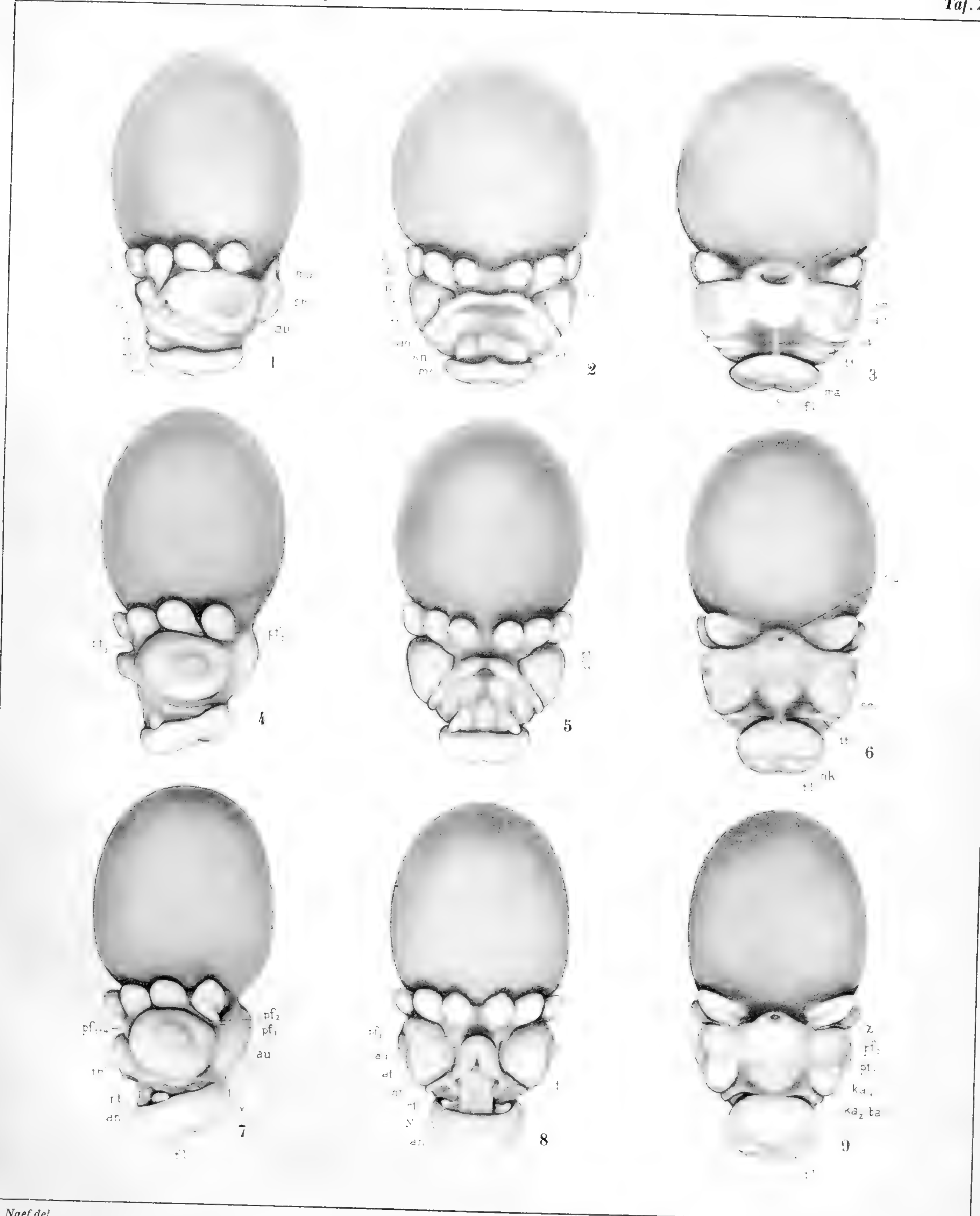
J. B. Obernetter in München



Tafel 27: Primäre Gestaltung des Embryos von Octopus vulgaris.

$^{45}/_{1}$ nat. Größe. (Vergl. Tafel 3, 4 und 9.)

Fig. 1—3. Stadium X (10 Tage).
» 4—6. » XI (11 »).
» 7—9. » XII (12 »). y Musc. rect. abd. (Vergl. Tafel 23, Fig. 4, 9). z Rinne zwischen äußerem und innerem Armteil (wie Tafel 23, Fig. 3). Man beachte den Verschluß der Mundöffnung durch eine Hautfalte, durch die sie später durchscheint (Tafel 28).



A. Naef del.

Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin

J. B. Obernetter in München





Tafel 28: Sekundäre Ausgestaltung und Umlagerungen der Kopforgane bei Embryonen von Octopus vulgaris. $^{45}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XIII (13 Tage). x Kiemenblättchen, y dorsale Mantelspalte, median (z) bloß angedeutet, von den Seiten her eindringend.

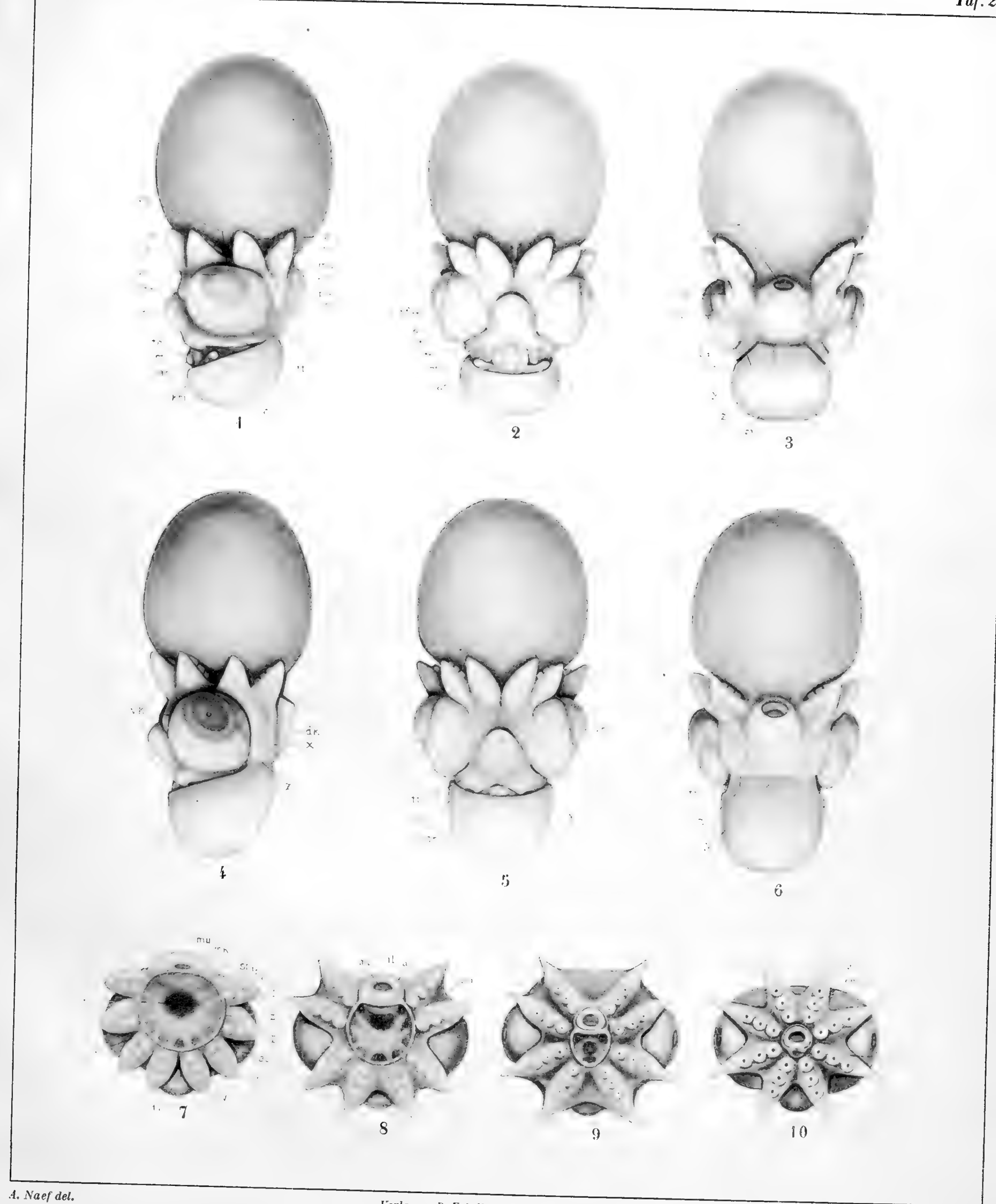
Fig. 4—6. Stadium XIV (15 Tage). x (in Fig. 4) mediale, y hintere Grenze der Kopfdecke.

Fig. 7—10. Mundfeld nach Ablösung des Dotters. Fig. 7. Stadium XIII (13 Tage). z Dotterhülle, y Armganglion in der Tiefe der Dottergrube, w Übergang zum inneren Dotter.

Fig. 8. Stadium XV (18 Tage).

» 9. » XVI (21 »).

» 10. » XIX (28 »). x Rest des Dotterteils, y Endgeißel des Armes.



A. Naef del.
Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin
J. B. Oberneller in München





Tafel 29: Entwicklung der Kopfdecken und der Lidfalten, sowie der Mantelhöhle bei Embryonen von Octopus vulgaris. $^{45}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XV (18 Tage). Fig. 1: x Naht zwischen Kopfdecke und Muskelmantel, y hinterer dorsaler Teil der Mantelspalte, von beachtenswerter Öffnung. Fig. 2: x spätere (präformierte) Stelle für den Mantelrand am Trichter. Fig. 3: x Rest der primären Haut.

Fig. 4. Mantelhöhle zu Fig. 2. x Mantelschnitt, y Hinterende des Eingeweidesackes, z Kiemenblättchen, w hinterer Trichterrand.

Fig. 5. Mantelhöhle zu Fig. 7. x verquollene Haut des Trichters (Muskelrohr hell). m (statt ni) Wand des Nierensackes.

Fig. 6—8. Stadium XVI (21 Tage). Fig. 6: x Endgeißel des Dorsalarmes, y wie x auf Fig. 2. Fig. 7: ebenso. Fig. 8: x primäre Kopfhaut. (Vergl. pk auf Fig. 3.)


mu
1
2
3
4
5
d
hb
y
ro
vk
hb
y
mk
x
dl
ms
6
7
8



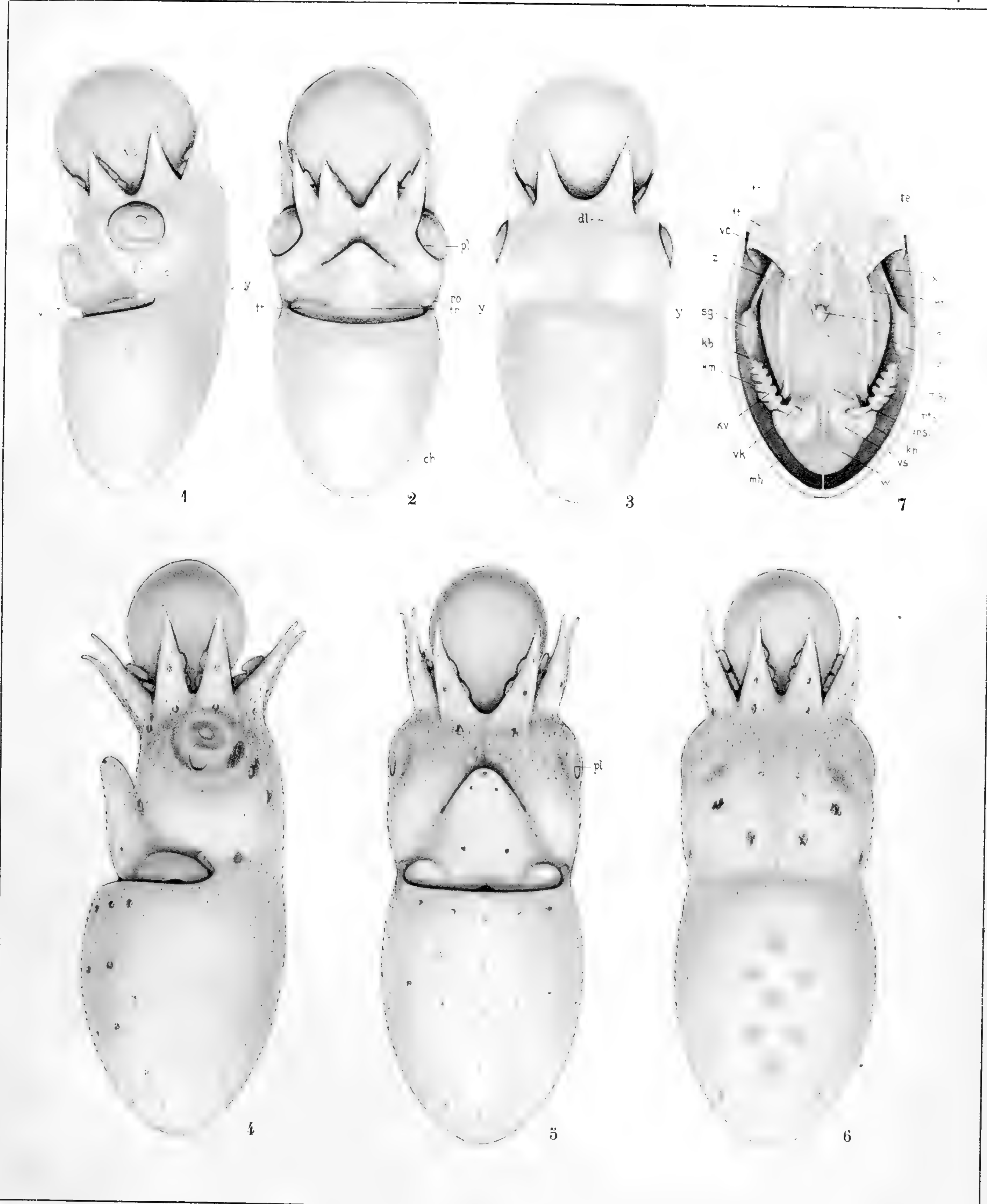


Tafel 30: Reifende Embryonen von Octopus vulgaris, $^{45}/_{1}$ nat. Gr.

Fig. 1—3. Stadium XVIII (24 Tage alt). x wie auf Tafel 29 Fig. 2, y wie x auf Tafel 29 Fig. 1.

Fig. 4—6. Stadium XIX—XX (28 Tage alt).

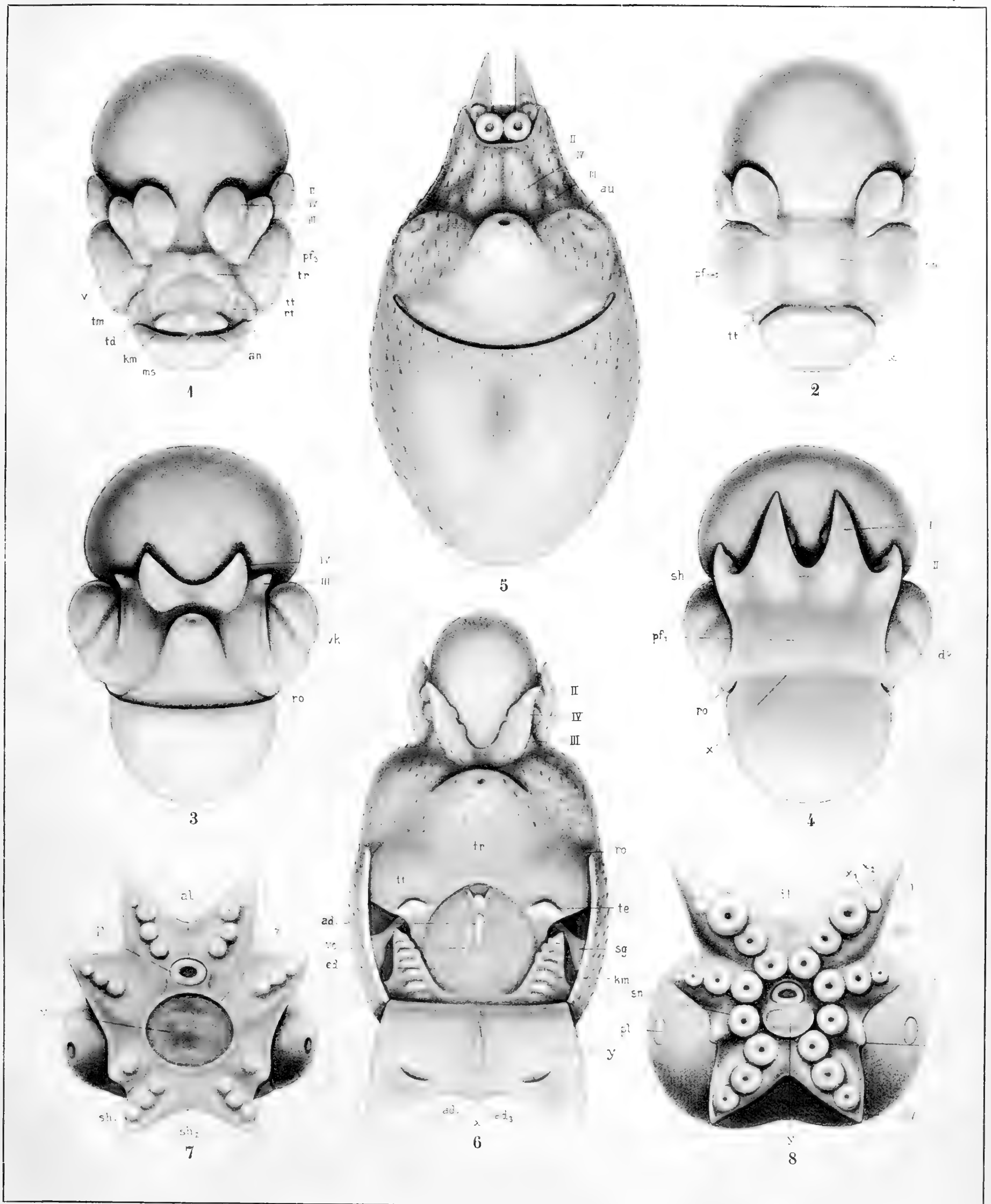
Man beachte die überall aus den kleinen Drüsen des vorigen Stadiums vorbrechenden Hautstacheln, die weiterhin zu Pinselchen (Tafel 9 Fig. 1 in Bd. 1) aufsplittern können.


pl
ro
tr
y
dl
ch
te
vc
sg
kb
km
kv
vk
mh
ms
kn
vs
1
2
3
4
5
6
7

Tafel 31: Embryonen von Tremoctopus violaceus. $^{45}/_1$ nat. Größe.

Aus einem zufällig (1914) in der Münchner Zoologischen Sammlung gefundenen unbestimmten Laich, den ich zunächst einer Argonautenart zuschrieb, so sehr ähneln die Embryonen den mir von dieser Gattung wohlbekannten. Das Material stammt wahrscheinlich von A. Kölliker, mit dessen Angaben es genau übereinstimmt.

Fig. 1 und 2. Stadium XI—XII. x dorsale Mantelfurche.
» 3 und 4. » XVI. » » »
» 5. » XX. Frisch ausgeschlüpft.
» 6. » XIX. (Vergl. Bd. 1, Tafel 10, Fig. 4.) y Vertiefung des Mantels für die Trichterecken (Mantelhafte), x Hinterende.
» 7. Mundfeld (zu Stadium XVI), wie Tafel 28, Fig. 9. y Dotter, z Dotterhülle.
» 8. Mundfeld zu Stadium XIX. Stärker vergr. x_1, x_2 embryonal bereits nachgebildete Napfanlagen (vergl. Tafel 28, Fig. 10.)



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München



Tafel 32: Junge Embryonen von Argonauta argo. $^{70}/_{1}$ nat. Größe.

Die Ontogenese dieser Form wurde von der Ablage der Eier ab genauer als andere dargestellt, weil sie von mannigfachen Gesichtspunkten aus besonderes Interesse besitzt. Die Furchung läuft im Eileiter ab und zwar nach Art von O. vulgaris (Tafel 24); auch ältere Stadien können noch darin zurückgehalten werden.

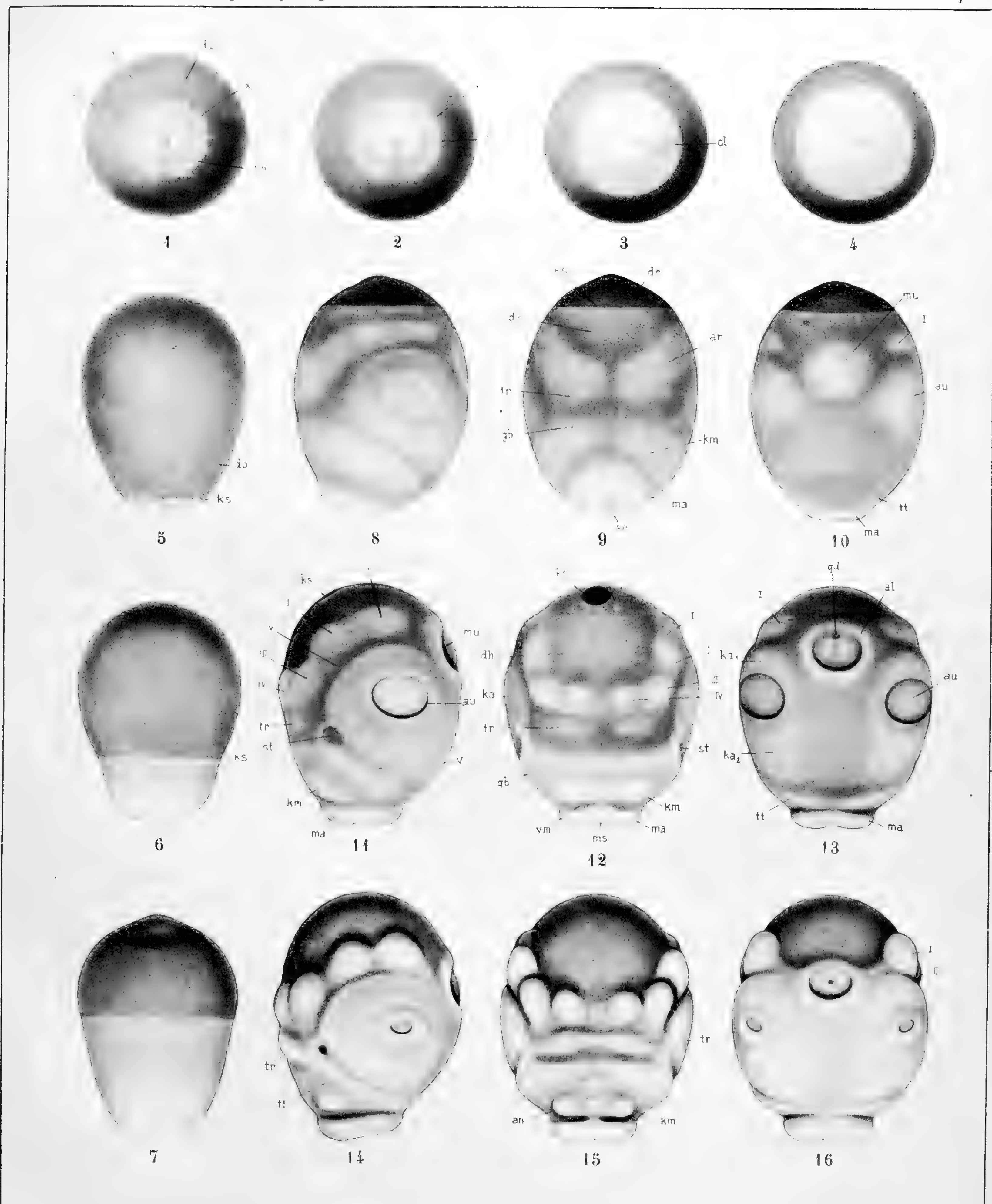
Fig. 1—4. Stadien I—IV von hinten. x Lücken im Blastoderm.

» 5—7. Umwachsung des Dotters. Stadien I, IV, V—VI.

» 8—10. Stadium VII.

» 11—13. » VIII. x Furche zwischen Armkranz und Kopfanlage, y ebenso zwischen Kopfanlage und Trichtertaschen.

» 14—16. Stadium IX.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München





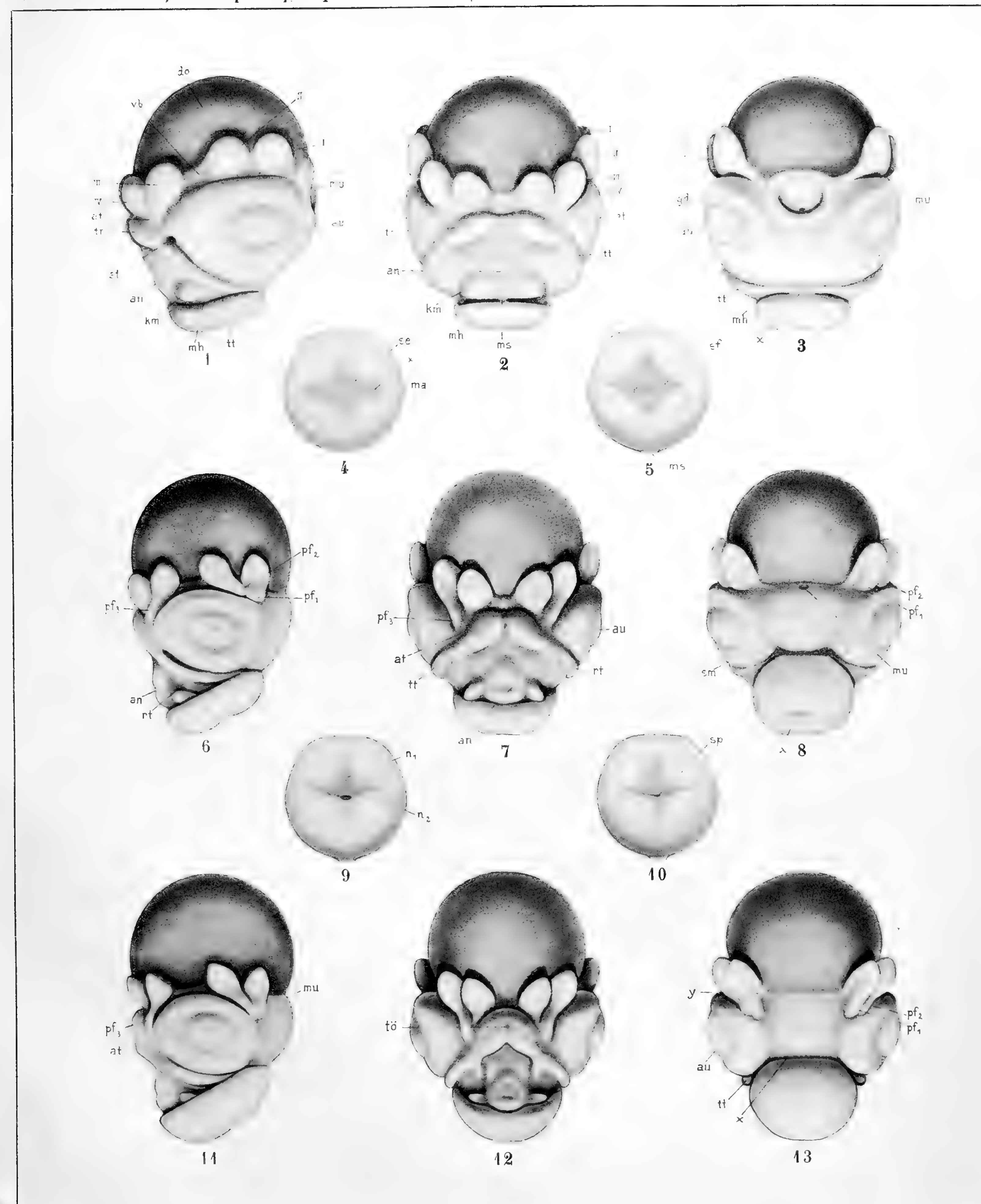
Tafel 33: Embryonen von Argonauta argo. $^{70}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium X. x dorsale Mantelfurche, sich median bei Octopoden nie tiefer öffnend (vergl. Tafel 27).

Fig. 6—8. Stadium XI. x Verschlußstelle des Schalensackes.

Fig. 4 u. 5, 9 u. 10. Mantelanlagen von hinten, zu den Stadien VII, VIII, XI, X. x Lücke im Muskelmantel, allmählich geschlossen. (Man vergl. Fig. 9 mit Fig. 9, Tafel 15).

Fig. 11—13. Stadium XII. x wie Fig. 1. y wie z auf Fig. 9, Tafel 27. Man beachte die beginnende Verschiebung der Armpfeiler.


do
vb
I
mu
at
tr
st
an
km
mh
tt
1
an
km
mh
ms
2
mu
tt
3
se
ma
4
ms
5
pf₂
pf₁
pf₃
an
rt
6
pf₃
au
at
rt
tt
an
7
pf₂
pf₁
sm
mu
8
n₁
n₂
9
sp
10
mu
pf₃
at
11
tö
12
y
pf₂
pf₁
au
tt
x
13



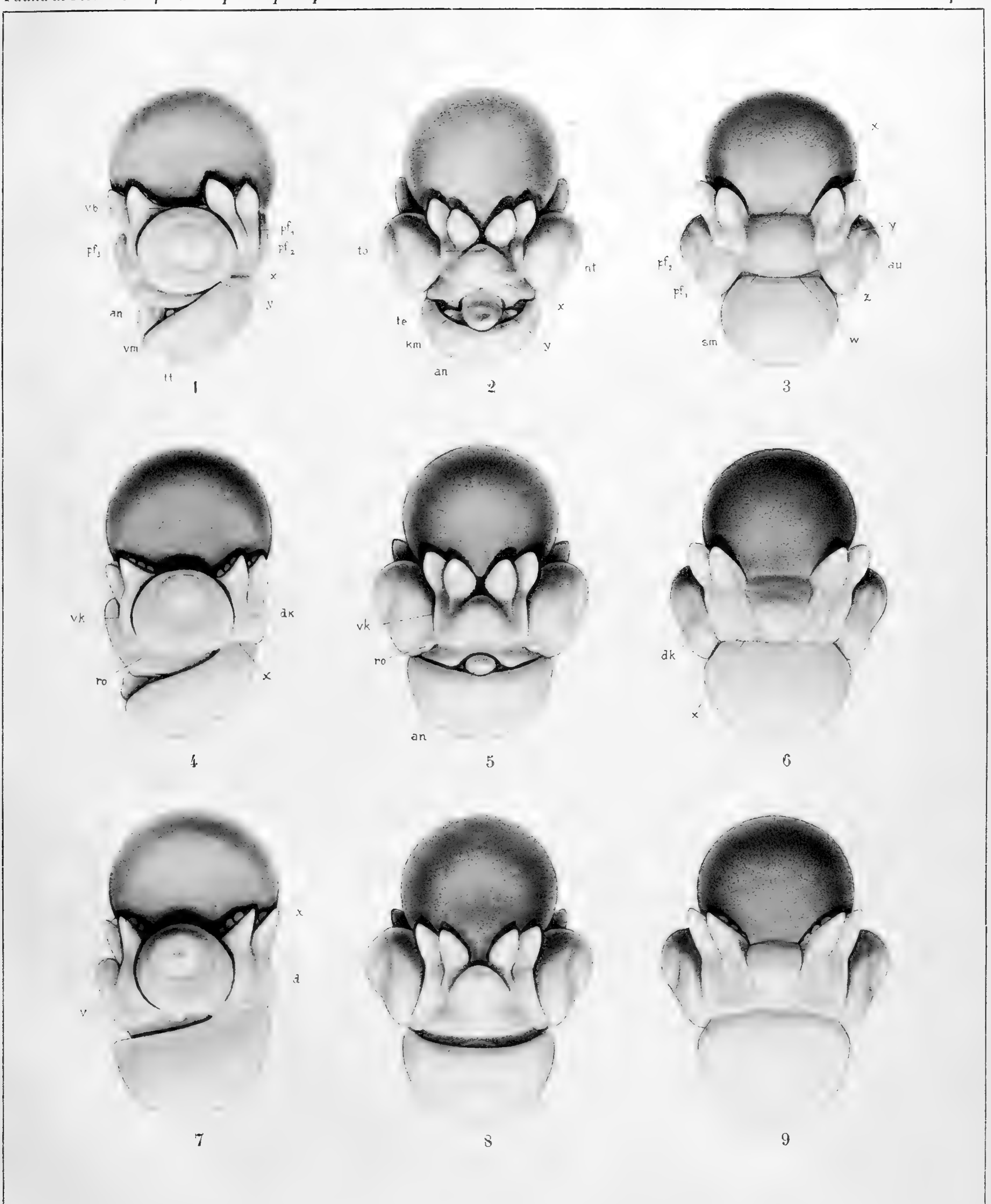
A. N

Tafel 34: Embryonen von Argonauta argo. $^{10}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XIII. Fig. 1: x dorsale, y seitliche Mantelfurche. Fig. 2: x wie Tafel 29, Fig. 2, y wie Tafel 27, Fig. 8. Fig. 3: x Stelle der versenkten Mundöffnung, y, z Teile der Kopfanlage (weißer Körper), w dorsale Mantelspalte.

Fig. 4—6. Stadium XIV. x hintere Grenze der Kopfdecken.

Fig. 7—9. Stadium XV. x auswachsende Armspitze, beim Weibchen dem späteren Schalenarm entsprechend. Die Entstehung der Kopfdecken aus den Armpfeilern wird hier besonders anschaulich; ebenso die Anlage der Lidfalte.



A. Naef del. Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin J. B. Obernetter in München





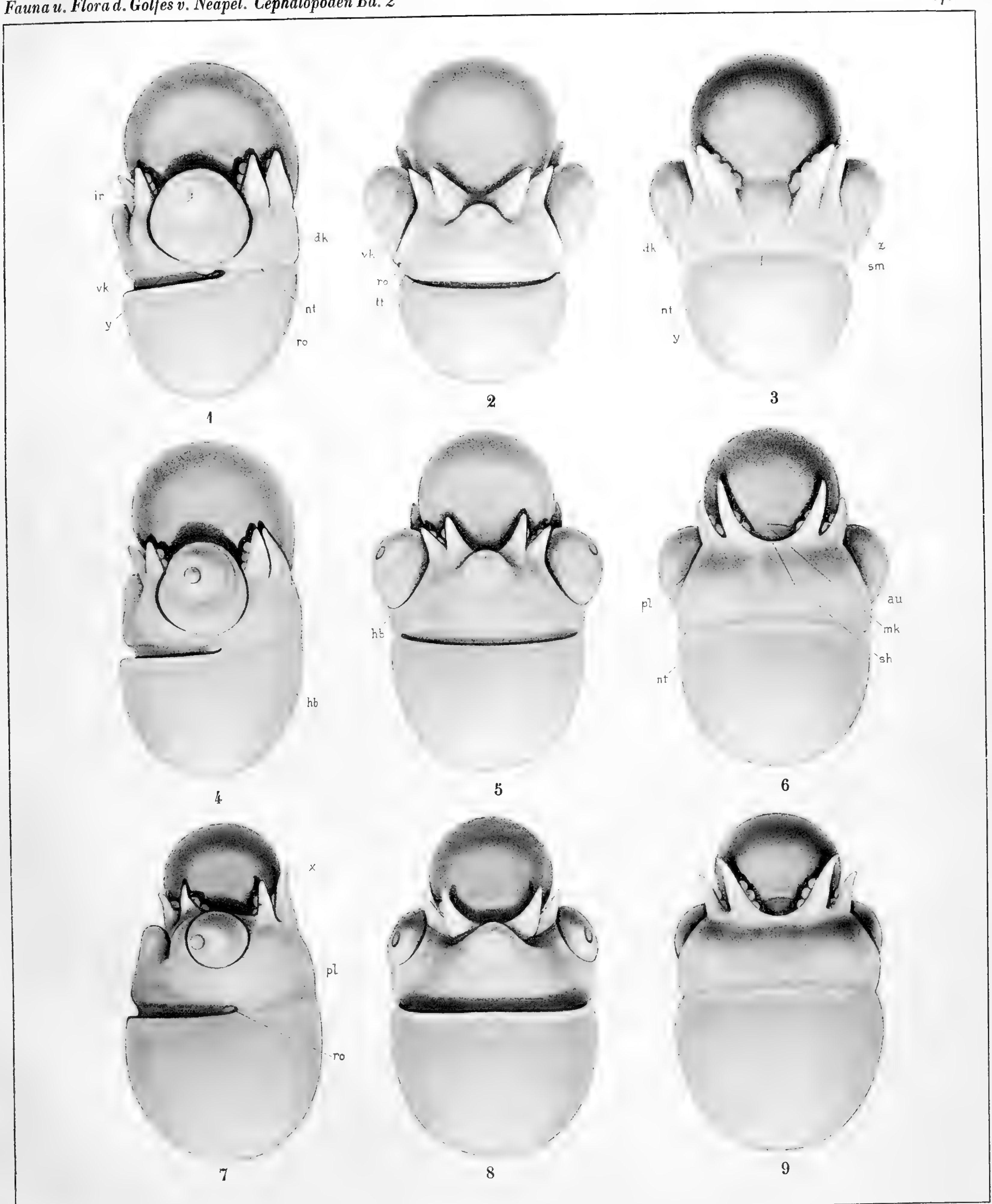
Tafel 35: Embryonen von Argonauta argo. $^{10}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XVI. Fig. 1: y wie x Tafel 29, Fig. 2. Fig. 3: y dorsale Mantelfurche.

Fig. 4—6. Stadium XVII.

Fig. 7—9. » XVIII. x wie Tafel 33, Fig. 7.

Der definitive Octopodenkörper ist in allgemeinen Umrissen angelegt, die Eindeckung des Kopfes abgeschlossen.



A. Naef del.

Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin

J. B. Obernetter in München

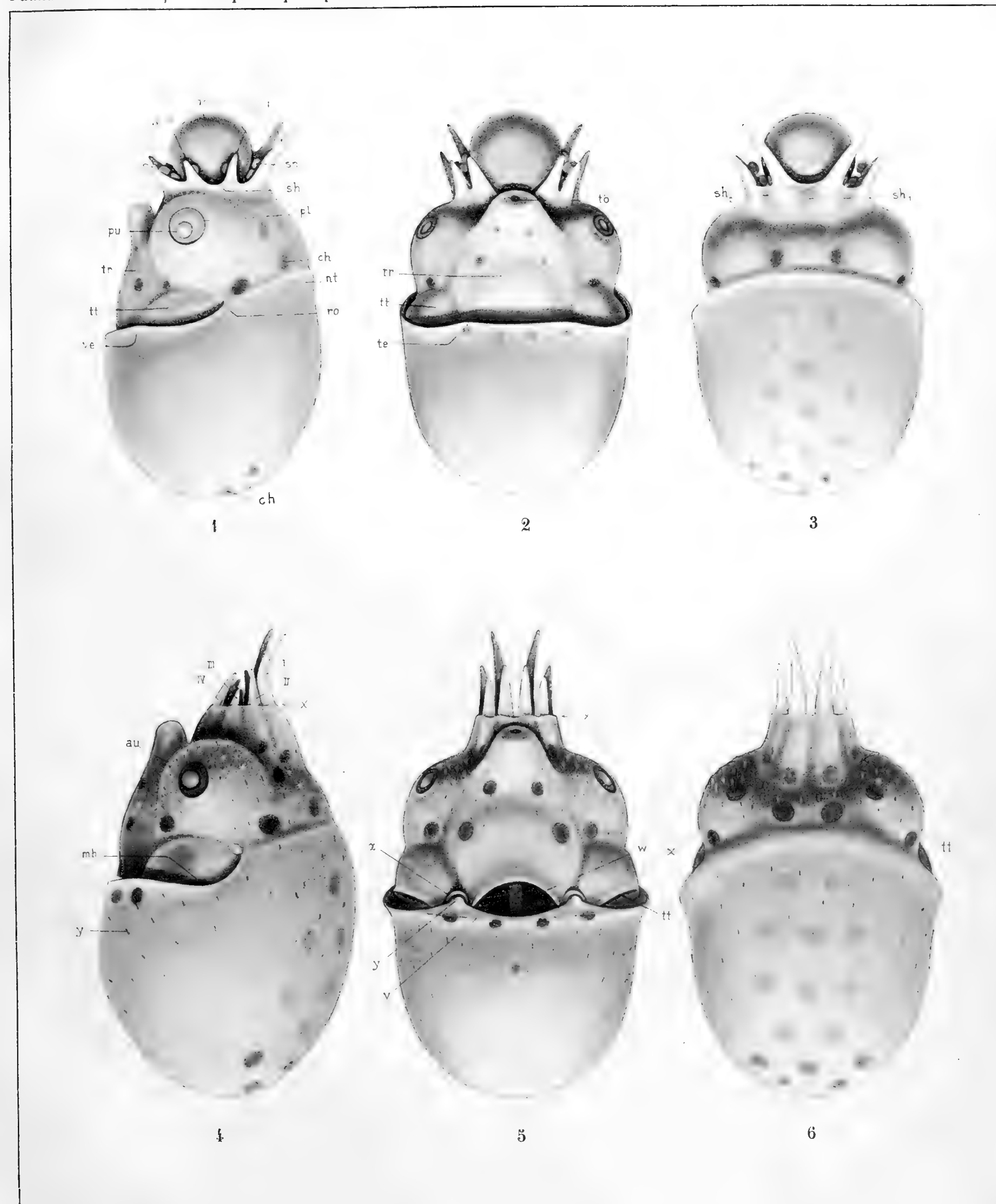




Tafel 36. Embryonen von Argonauta argo vor und nach dem Ausschlüpfen. $^{70}/_{1}$ nat. Größe.

Fig. 1—3. Stadium XIX.

» 4—6. » XX. Fig. 4: x vorgezogene wulstige Schirmhaut, y Hautstachel. Fig. 5: x wie oben, y Mantelhafte (Höcker, vergl. Tafel 31, Fig. 6), z Trichterhafte, w Hinterrand des Trichterrohres. Fig. 6: x seitlicher Mantelrand.



A. Naef del. *Verlag v. R. Friedländer u. Sohn in Berlin* *J. B. Obernetter in München*





Tafel 57: Embryonen von Argonauta argo,

$^{70}/_{1}$ nat. Größe (Fig. 1—3), und Ocythoë tuberculata, $^{40}/_{1}$ nat. Größe (Fig. 4—9), letztere aus dem Eileiter.

Fig. 1. Argonauta, Stadium XX. Von vorn mit ausgebreiteten Armen, x Ansatz des Mantelrandes am Kopf.

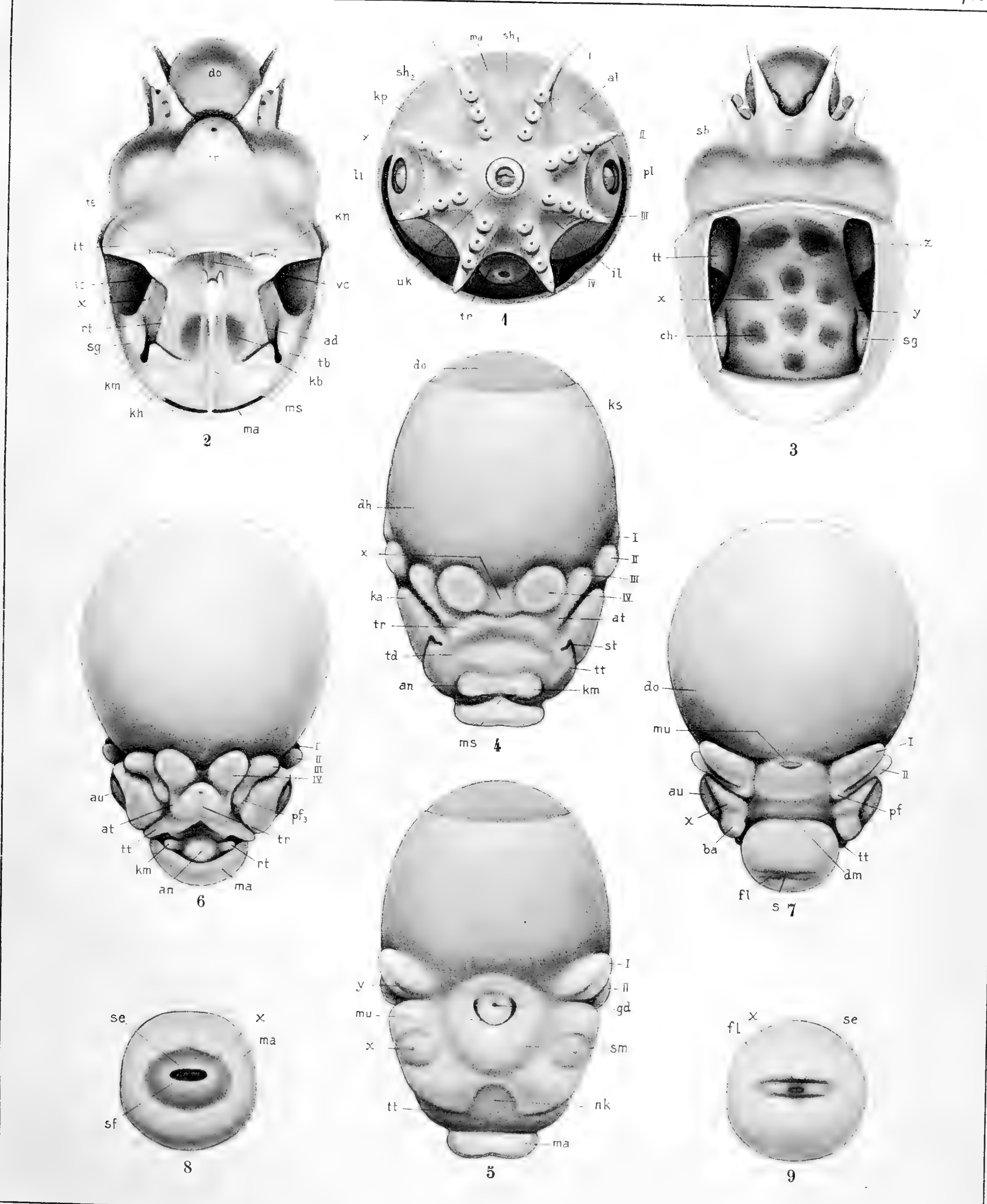
Fig. 2. Argonauta, Stadium XIX. Ventrale Mantelhöhle, eröffnet.

Fig. 3. Argonauta, Stadium XIX. Dorsale Mantelhöhle, eröffnet. z Mantelschnitt, y Mantelnerv, x Rumpf, Dorsalfläche.

Fig. 4 und 5. Ocythoë, Stadium IX. Fig. 5: y wie auf Tafel 25, Fig. 3, x Augenporus.

Fig. 6 und 7. Ocythoë, Stadium XII—XIII. x Teil der Kopfanlage (weißer Körper).

Fig. 8 und 9. Ocythoë, Mantelanlagen der Stadien IX und XI. x Grenze der nach innen vordringenden Muskelmantelmasse. Man beachte die bei Argonauta (Tafel 33) undeutlich gewordenen Flossenrudimente (fl) und die relativ mächtige Dottermasse (Tafel 57, Fig. 4 und Tafel 53, Fig. 2), die den äußeren Dottersack von Argonauta als verkümmert erscheinen läßt, ähnlich wie bei den Oegopsiden unter den Decapoden. (Tafel 8 u. 9.)


do
ma
sh1
sh2
kp
al
II
li
pl
III
kn
it
vc
uk
il
IV
tr
1
sh
tt
z
x
y
ch
sg
rt
ad
tb
kb
km
kh
ms
ma
2
3
ks
dh
I
ka
at
st
td
an
4
I
II
III
IV
au
pf3
mu
pf
ba
dm
fl
s
7
6
gd
sm
nk
se
sf
8
5
9



Kap. 27. Chiroteuthis d'Orb. 1839: Ch. Veranyi (Férussac 1835).
„ 28. Die Familie der Cranchiidae Gray 1849.
„ 29. Galiteuthis Joubin 1898: G. armata Joubin 1898.
„ 30. Liocranchia Pfeff. 1884: L. Reinhardti (Steenstr. 1856).
„ 31. Leachia Lesueur 1821: L. cyclura Les. 1821.
„ 32. Die Familie der Ommatostrephidae Gill 1871.
„ 33. Illex Steenstrup 1880: I. Coindeti (Vérany 1837).
„ 34. Todaropsis Girard 1890: T. Eblanae (Ball 1841).
„ 35. Ommatostrephes d'Orb. 1835: O. sagittatus (Lam. 1799).
„ 36. Stenoteuthis Verr. 1880: St. Bartrami (Lesueur 1821).
„ 37. Die Familie der Thysanoteuthidae Keferstein 1866. Thysanoteuthis Troschel 1857: Th. rhombus Troschel 1857.
„ 38. Die Unterordnung der Sepioidea Naef 1916.
„ 39. Die Familie der Spirulidae d'Orb. 1826. Spirula Lam. 1801: Sp. spirula (L. 1758).
„ 40. Die Familie der Sepiidae Keferstein 1866.
„ 41. Sepia L. 1758: S. officinalis L. 1758, S. Orbignyana Férussac 1826, S. elegans d'Orb. 1835.
„ 42. Die Familie der Sepiolidae Leach Keferstein 1866.
„ 43. Rossia Owen 1834: R. macrosoma (Delle Chiaje 1829).
„ 44. Heteroteuthis Gray 1849: H. dispar Gray 1849.
„ 45. Sepiola Leach 1817: S. Steenstrupiana Levy 1912, S. aurantiaca Jatta 1896, S. ligulata Naef 1912, S. Rondeleti Steenstrup 1856, S. intermedia Naef 1912, S. affinis Naef 1912, S, robusta Naef 1912.

Kap. 46. Rondeletiola Naef 1921: R. minor Naef (1912) 1921.
„ 47. Sepietta Naef 1912: S. Oweniana (Pfeffer 1908), S. neglecta Naef 1916, S. obscura Naef 1916.
„ 48. Die Ordnung der Octopoda Leach 1818.
„ 49. Die Unterordnung der Polypodoidea Naef 1921.
„ 50. Die Familie der Octopodidae d'Orb. 1845.
„ 51. Octopus Lam. 1799: O. vulgaris (Lam. 1799), O. Salutii (Vérany 1837), O. macropus (Risso 1826), O. Defilippii (Vérany 1851), O. unicirrus (d'Orb. 1829), O. tetracirrus Delle Chiaje 1851.
„ 52. Eledone Leach 1817: E. moschata (Lam. 1799), E. cirrosa (Lam. 1799).
„ 53. Die Familie der Argonautidae Naef 1912.
„ 54. Tremoctopus Delle Chiaje 1830: T. violaceus Delle Chiaje 1830.
„ 55. Ocythoë Rafinesque 1814: O. tuberculata Raf. 1814.
„ 56. Argonauta L. 1758: A. argo L. 1758.

IV. Schlußabschnitt:
1. Rückblick auf den Werdegang der Klasse unter Verwertung der paläontologischen Daten. (Systematisch-phylogenetische Zusammenfassung.)
2. Allgemeine Schlußbetrachtungen.
3. Technik der Untersuchungen.
4. Bestimmungstabellen für die mediterranen Cephalopoden.
5. Übersicht der Textfiguren.
6. Literaturverzeichnis.

V. Bilderatlas: Die 19 Tafeln mit Erklärungen liegen hier vor.

Ausführlicher Plan des II. Bandes:

Entwicklungsgeschichte. (Systematische Morphologie der embryonalen Formen unter Beschränkung auf den äußeren Bau und den Mantelsitus, deren Werdegang vom Ei bis zum freien Jugendzustand anschaulich gemacht wird.) Mit etwa 100 Figuren im Text und 37 Tafeln.

I. Vorwort: Allgemeine Gesichtspunkte. Bestimmung und Begrenzung der Aufgabe. Historisches.

II. Einleitung: 1. Zur Methodik der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. 2. Sachliche Voraussetzungen.

III. Hauptabschnitt:

Kap. 1. Allgemeines über die Embryonalentwicklung der Cephalopoden. Typisches Verhalten. Die Besonderheiten der Dibranchiaten.
„ 2. Allgemeines über die typische Embryonalentwicklung der Decapoden.
„ 3. Die Entwicklung der Loligniniden. a) Loligo vulgaris. b) Andre Loliginiden. c) Beziehung zu andern Teuthoiden.
„ 4. Die Entwicklung der Oegopsiden. a) Oegopside X. b) Ommatostrephide Y. c) Andre Formen. Allgemeine Betrachtung.

Kap. 5. Die Entwicklung der Sepiiden. a) Sepia officinalis. b) Andre Sepiiden. c) Allg. Betrachtung.
„ 6. Die Entwicklung der Sepioliden. a) Sepiola ligulata. b) Andre Arten. c) Allg. Betrachtung.
„ 7. Allgemeines über die typische Embryonalentwicklung der Octopoden.
„ 8. Die Entwicklung der Octopodidae. a) Octopus vulgaris. b) Andre Arten. c) Allg. Betrachtung.
„ 9. Die Entwicklung der Argonautiden. a) Argonauta argo, b) Tremoctopus violaceus. c) Ocythoë tuberculata. d) Allg. Betrachtung.

IV. Schlußabschnitt: 1. Rückblick und Zusammenfassung. 2. Allgemeine Schlußbetrachtung. Principielle Einsichten. 3. Technik der Untersuchungen. 4. Übersicht der Textfiguren. 5. Literaturverzeichnis.

V. Bilderatlas (37 Tafeln) mit Erklärungen liegt hier vor.



